Beiträge

zur

vergleichenden Anatomie der xerophilen Familie der Restiaceae.

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doctorwürde

von

der philosophischen Fakultät

der

Friedrich-Wilhelms-Universität zu Berlin

genehmigt

und

nebst den beigefügten Thesen

öffentlich zu verteidigen

am 4. März 1891

von

Ernst Gilg

aus Karlsruhe.

R. UNIV. BIBLIOTHEEK LEIDEN

Opponenten:

Herr Dr. phil. Th. Loesener.
Herr cand. phil. M. Rikli.
Herr Dr. phil. A. Pfeiffer.

Leipzig

Wilhelm Engelmann

1891.

Einleitung.

Eine Arbeit Pfitzer's: »Über das Hautgewebe einiger Restionaceen«, hat in den weitesten Kreisen Beachtung gefunden, was man daraus schließen kann, dass sie nicht nur in allen Arbeiten, welche über Anpassung von Pflanzen an heiße und trockene Klimate handeln, sondern auch in den meisten Lehrbüchern der Botanik angeführt und mehr oder weniger ausführlich besprochen ist. Sie gab auch die Anregung für die folgenden Untersuchungen. Denn obwohl von Pfitzer nur wenige Arten dieser Familie untersucht worden sind, so zeigten diese doch eine solche Fülle von ungewöhnlichen und interessanten Erscheinungen und Anpassungen an die Natur ihrer Standorte, dass sich erwarten ließ, es würden sich bei Durchforschung der ganzen Familie noch mehr dieser Einrichtungen finden lassen. Diese Erwartung wurde auch nicht getäuscht. — Wenn nun aber aus diesen Untersuchungen eine vergleichend anatomische Arbeit geworden ist, so rührt das daher, dass die *Restiaceae* nicht nur in ihrem Hautgewebe und ihrem Assimilationssystem durch die mannigfachsten Anpassungserscheinungen ausgezeichnet sind, sondern auch in ihrem ganzen anatomischen Aufbau so viel Eigenes und nur ihnen Zukommendes besitzen, dass es lohnend erschien, die Untersuchungen in dieser Weise zu erweitern.

Bevor ich auf den Hauptteil selbst eingehe, muss ich noch einiges anführen über die Morphologie der *Restiaceae*, da dies, wie wir später sehen werden, zum Verständnis des anatomischen Aufbaues unumgänglich nötig ist.

Die *Restiaceae* besitzen alle mehr oder weniger weit unter dem Boden fortkriechende Rhizome. Bei der Gattung *Anarthria* R. Br. trägt dieses Rhizom Laubblätter, bei allen übrigen Gattungen nur Schuppenblätter, in

deren Achseln dann die Stengel entspringen. Auch diese tragen nur in den allerseltensten Ausnahmen Laubblätter. An den Knoten des Stengels sind Blattgebilde, wenn überhaupt vorhanden, meist nur vertreten durch kleine pfriemliche, trockenhäutige, oft bald abfallende Schüppchen, oder seltener sind noch mehr oder weniger weit den Stengel umfassende Scheiden vorhanden. Die Stengel selbst schließen meist mit dem Blütenstand ab, oft aber sind sie auch unfruchtbar und haben dann durchaus keinen anderen Zweck, als an Stelle der fehlenden Blätter die nötige Assimilation zu besorgen.

Es konnten im Folgenden so weit als möglich erschöpfend nur die Stengel untersucht werden, da vollständige Exemplare, welche Rhizom und Wurzeln tragen, nur verhältnismäßig selten gesammelt worden sind.

Von frischem Material stand mir nicht ein einziges Exemplar zu Gebote, wodurch in manchen Fällen die Arbeit sehr erschwert wurde. Eine genauere anatomische Untersuchung wurde nur dadurch ermöglicht, dass der Stengel der *Restiaceae* sich durch auffallende Härte und Festigkeit seines Baues auszeichnet, weshalb kaum einmal auch bei den gepressten Exemplaren eine Zerstörung der Gewebe erfolgt war.

Die *Restiaceae* sind verbreitet über Australien und das südliche Afrika. Je eine Art ist auch bekannt aus Chile und Cochinchina. — Sie gehören zu den Monocotylen und werden von Engler[1]) zu den *Farinosae*, von Eichler[2]) zu den *Enantioblastae* gestellt. Von allen nahestehenden Familien sind die *Restiaceae* habituell leicht zu unterscheiden durch das fast durchgehende Fehlen von Laubblättern, und diese Eigentümlichkeit ist auch die Hauptursache, dass der Stengel eine so eigenartige, charakteristische Ausbildung und Lagerung seiner Gewebeelemente zeigt und die *Restiaceae* dem anatomischen Bau nach so durchaus von allen den in blütenmorphologischer Hinsicht ihnen nahestehenden Familien verschieden sind.

Nach Pfitzer wurde nur noch einmal auf die Anatomie der *Restiaceae* eingegangen und zwar von M. Masters, dem Monographen der *Restiaceae* in seiner »minute anatomie«[3]). Doch brauche ich auf diese Arbeit nicht näher einzugehen, da darin in völlig ungenügender Weise eine einzige Art (*Restio ferruginosus* Link) untersucht wurde. Nur wo offenbare Fehler vorliegen, werde ich dies an seinem Orte erwähnen.

Von Untersuchungen und Arbeiten, welche mir öfters zu Gute kamen und welche ich öfters citieren werde, habe ich anzuführen:

Pfitzer, »Über das Hautgewebe einiger Restionaceen«, Pringsheim's Jahrbücher VII. p. 561 ff.

Volkens, »Flora der ägyptisch-arabischen Wüste«. Berlin 1887.

---

1) Engler, »Führer d. d. Königl. bot. Garten d. Universität Breslau« 1886. p. 23. 2) Eichler, »Blütendiagramme«. Leipzig 1875. p. 135. 3) M. Masters, Journ. Linn. Soc., London VIII. p. 212 ff.

Tschirch, »Über einige Beziehungen des anatomischen Baues der Assimilationsorgane zu Klima und Standort«. Linnaea, neue Folge IX. p. 139 ff.

Haberlandt, »Physiologische Pflanzenanatomie«. Leipzig 1884.

Den Stoff werde ich in drei Hauptteile gliedern. Im ersten Teil werde ich eine vergleichend anatomische Übersicht über diese Familie geben, im zweiten eine Zusammenfassung der xerophilen Eigenschaften der *Restiaceae* und im dritten werde ich versuchen, die Resultate der beiden vorhergehenden Teile für die Systematik zu verwerten.

Specieller Teil.

I. Vergleichende Anatomie.

1. Stengel (Blütenstiel).

Aus verschiedenen Gründen fand ich es für das Zweckmäßigste, zuerst die Anatomie des Stengels hier anzuführen, besonders deshalb, weil dieser Teil des vorhandenen Materials wegen am genausten durchgearbeitet werden konnte und sich so die immer wiederkehrenden Gewebeelemente am besten erläutern lassen.

In den meisten Fällen sind die Gewebe des Stengels auf dem Querschnitt ganz regelmäßig in Kreisen oder Ringen angeordnet. In der Mitte desselben liegt immer ein mehr oder weniger ausgedehnter Kreis von Grundparenchym mit den Gefäßbündeln; dieses ist meist umgeben von einem oft sehr starken Ring von mechanischen Zellen. Auf diesen folgt wieder nach außen der meist sehr schmale Ring der Parenchymscheide, an welche nach außen der meist breite Assimilationszellring grenzt. Dieser endlich ist umschlossen von der sehr verschieden ausgebildeten Epidermis. — Nur in verschwindend wenigen Fällen sind die Gewebeelemente nicht in dieser Reihenfolge gelagert oder aber eines oder das andere derselben überhaupt nicht vorhanden, so dass es sehr natürlich ist, dieselben in der oben angegebenen Reihenfolge zu behandeln, wie sie auch schon von Pfitzer bei seiner Beschreibung eingehalten wurde. Wie sehr es sich auch empfehlen mag, bei der Behandlung weiterer und umfassenderer Verhältnisse dieselben nach ihrer physiologischen Bedeutung zusammengestellt vorzutragen, wie dies z. B. Haberlandt in seiner »Physiologischen Pflanzenanatomie« gethan hat, so würde doch bei einer vergleichend anatomischen Arbeit hierdurch die Übersichtlichkeit gestört werden, und die Beeinflussung, welche ein Gewebesystem durch ein anderes erfährt, nicht in genügender Weise zum Ausdruck kommen.

A. Grundparenchym.

Dasselbe besteht meistens aus parenchymatischen, von zahlreichen rundlichen Poren durchsetzten Zellen, welche alle Übergänge aufweisen von größter Zartwandigkeit bis zu bastähnlicher Verdickung. Häufig geht mit letzterer auch eine oft sehr weitgehende Schiefstellung der Querwände Hand in Hand, so dass sich solche Zellen nur durch ihre rundlichen Poren von typischen mechanischen Zellen unterscheiden. Doch ist gerade dann immer sehr deutlich die Herrschaft des mechanischen Princips zu erkennen. Immer in der Mitte des Stengels sind die Zellen mehr oder weniger zartwandig, parenchymatisch und oft höchstens 2—3mal so lang als breit; je weiter man nach außen fortschreitet, desto mehr nimmt die Länge und die Verdickung der Zellen zu und desto deutlicher wird die Schiefstellung der Querwände und das Fehlen der vorher zahlreichen Intercellularen. Noch weiter nach außen treten plötzlich linksschiefe Poren auf, und wir haben dann typische mechanische Zellen vor uns. Welche Bedeutung hier das starkwandige Grundparenchym besitzt, hat schon Tschirch (l. c. p. 167) erkannt, welcher sagt: .... »in welchen Fällen das Mark, das in erster Linie ernährungsphysiologischen Zwecken dient, auch wesentlich zur Erhaltung der Querschnittsform des Organs beitragen wird.« Dieselben Formen der Zellen und Verdickungen der Zellwände werden wir noch bei den Wurzeln und Rhizomen zu besprechen haben, wo überhaupt echte Bastzellen fehlen; dort genügen diese stark verdickten Parenchymzellen der Beanspruchung dieser Pflanzenteile auf radialen Druck. Der Stengel jedoch wird vor allen Dingen auf Biegungsfestigkeit beansprucht, und so sehen wir denn, wie diejenigen Zellformen auftreten, welche nach den Untersuchungen Schwendener's[1]) vor allem befähigt sind, dieser neuen Anforderung an die Festigkeit zu genügen. Und zwar treten die mechanischen Zellen nur immer an der Stelle auf, welche ihnen vom mechanischen Princip angewiesen ist, nämlich so weit als möglich peripherisch, wo sie am besten die ihrer Function entsprechende Verwendung finden.

Eine Verdickung des Grundgewebes tritt besonders immer dann ein, wenn der mechanische Ring nicht sehr stark ausgebildet ist. Bei den Arten jedoch, wo ein sehr starker Ring vorhanden ist, ist das Grundgewebe zartwandig und typisch parenchymatisch. In den allermeisten Fällen ist in der Mitte des Grundparenchymkreises eine mehr oder weniger große Zahl von Zellen vertrocknet und dafür eine Luftlücke getreten, da ja diese Zone für Spannungen neutral ist und zur Festigung nichts beizutragen hat. Das übrige Gewebe des Grundparenchyms dient oft auch der Speicherung, indem dort große Mengen von Stärkekörnern abgelagert sind. Es kann auch vorkommen und ist bei den Gattungen *Dovea* Kth., *Elegia* L. und

1) Schwendener, »Das mechanische Princip im anatomischen Bau der Monocotylen«. Leipzig 1874.

Lamprocaulos Mast. Regel, dass das Grundparenchym mitwächst und durchaus nirgends an Festigkeit verliert. Eigentümlich ist auch in dieser Hinsicht das Verhalten bei einigen Arten von *Leptocarpus* R. Br., z. B. *L. tenax* R. Br. Hier sondert sich das Grundgewebe in zwei scharf von einander getrennte Teile. Ein in der Mitte desselben gelegener Kreis, welcher aus zartwandigen Zellen besteht und später vertrocknen kann, färbt sich bei Zusatz von Chlorzinkjod schön blau, besteht also aus reiner Cellulose, während der umschließende Ring des Grundparenchyms, in welchem die Gefäßbündel liegen, ohne dass, wie sonst immer, ein allmählicher Übergang stattfinde, aus ziemlich stark verdickten Zellen besteht und sich bei Zusatz des gleichen Reagens braun färbt. Es ist klar, dass wir in dieser Bildung auch eine Aussteifungsvorrichtung zu suchen haben werden.

Im Grundparenchym oder an der Grenze desselben, angelehnt an den mechanischen Ring, finden wir die Leitbündel. Diese können, wie bei *Dovea* Kth., *Elegia* L., *Thamnochortus* Berg. u. a. durch das ganze Grundparenchym (also auch die Mitte) zerstreut liegen, oder aber — wie in den meisten Fällen — eine mehr oder weniger peripherische Lagerung besitzen. Es besteht gerade hierin ein gewisser, meist feststehender Unterschied zwischen den einzelnen Gattungen, welcher später noch näher besprochen werden wird.

B. Mestombündel.

(Leitungssystem.)

Die Mestombündel des Stengels sind mit einer einzigen Ausnahme collateral gebaut und zeigen sich als typische Monocotylenbündel. Sehr schwer von einander zu trennen sind stets die Siebröhren und Cambiformzellen des Leptoms, da die einzelnen Zellen sehr klein und fast alle von ungefähr gleicher Gestalt sind. Das Hadrom ist zusammengesetzt aus verhältnismäßig wenigen, immer sehr kleinlumigen, einfach getüpfelten Holzparenchymzellen und oft sehr zahlreichen Gefäßen. Immer am weitesten nach innen zu liegen die primären, kleinlumigen Ring- und Spiralgefäße, welche oft in großer Zahl, oft nur ganz vereinzelt vorhanden sind. Die secundären Gefäße bestehen fast immer aus zwei großen und mehreren kleinen Gefäßen. Sie zeigen sehr verschiedene Verdickungsweisen und sind zusammengesetzt aus langgestreckten, spitz prosenchymatischen Zellen. Weitaus am meisten vertreten ist die leiter- oder treppenförmige Verdickung, bedeutend weniger eine einfache Tüpfelung, wobei aber dann die Tüpfel fast immer breitgezogen sind. Es lässt sich als Regel angeben, dass diejenigen Gefäße, welche dickwandig sind, sich immer als behöftporig erweisen, die dünnwandigen dagegen einfache Poren besitzen. Die Querwände der Gefäße sind nie völlig resorbiert, sondern stets spaltenförmig perforiert. Liegen zwei Gefäße neben einander, so sind immer behöfte Poren zwischen denselben ausgebildet. An der Grenze zwischen primären

und secundären Gefäßen liegt sehr häufig die von vielen Monocotylen schon beschriebene Luftlücke, doch ist dieselbe durchaus nicht immer vorhanden. Sehr verschieden ist auch die Ausbildung der lokalen Bastbelege. Meistens legen sich die Leitbündel an den mechanischen Ring an, wodurch ihre zarten Teile natürlich den besten Schutz erhalten. Die Bündel jedoch, welche frei im Grundgewebe liegen, erzielen diesen Schutz auf folgende Weise. Immer besitzt das Leptom eine schützende Bastsichel, welche oft mit dem mechanischen Ring durch eine weit ins Grundgewebe hineinspringende Bastleiste verbunden ist, wobei dann das Hadrom ohne eine solche bleiben kann. Oder aber Leptom und Hadrom besitzen, jedes Gewebe für sich, eine Bastsichel, und endlich kommt es auch nicht selten vor, dass das ganze Bündel von einem mehr oder weniger breiten, continuierlichen Bastring umhüllt wird. Letzterer Fall kommt besonders häufig bei denjenigen *Restiaceae* vor, bei welchen die Gefäßbündel durch das ganze Grundparenchym zerstreut liegen. Sehr schön ließe sich hier in unzähligen Fällen die Abhängigkeit der Leitbündel vom mechanischen System nachweisen, ganz besonders vom »unzweideutigen Vertreter« desselben, dem mechanischen Ring.

Alles dieses von den Leitbündeln soeben Angeführte hat jedoch nur Gültigkeit für diejenigen Bündel, welche ich als »große Mestombündel« bezeichnen möchte, und welche entweder an der Grenze zwischen mechanischem Ring und dem Grundgewebe oder im Grundgewebe selbst frei liegen. Bei fast allen *Restiaceae* nämlich haben wir auch noch mehr oder weniger deutlich unterschiedene »kleine Mestombündel« (Taf. VIII. Fig. 8). Diese finden sich immer im mechanischen Ring selbst und zwar ganz in der Nähe der Parenchymscheide, nur durch 1—2 Lagen von mechanischen Zellen nach außen bedeckt und geschützt. In den allermeisten Fällen ist es ganz unmöglich, bei diesen nur aus ganz dünnwandigen Zellen bestehenden kleinen Mestombündeln zu constatieren, ob sie wirklich aus Leptom und Hadrom bestehen, oder gar, wie diese beiden Gewebe zu einander gelagert sind. Bei manchen Arten jedoch, wie z. B. bei fast der ganzen Gattung *Thamnochortus* Berg. (*Th. elongatus* Mast., *castaneus* Nees [Taf. VIII. Fig. 9] etc.) ist diese Unterscheidung nicht schwer, weil hier nämlich eine mehr oder weniger starke Verdickung der Hadromteile eingetreten ist. Aber auch hier lassen sich nur äußerst selten einigermaßen großlumige Gefäße constatieren, nie sind Ring- oder Spiralgefäße vorhanden. Deutlich erkennbar sind z. B. die Gefäße bei *Thamnochortus platypteris* Kth. und *castaneus* Nees (Taf. VIII. Fig. 9). Gerade hier kann man auch über die Natur der Bündel einige Klarheit erlangen. Wir sehen hier, dass diese Bündel »perihadromatisch« gebaut sind, dass ein ganz verschwindend kleiner Leptomteil von oft mächtig entwickeltem Hadrom allseitig umgeben ist. Abweichend vom sonst überall vertretenen Bau der *Restiaceae* liegen hier diese Bündel nicht unter dem Schutz der mechanischen Zellen, sondern

ragen oft beträchtlich in die mehrschichtige Parenchymscheide hinein. Trotzdem besitzen sie ausreichenden Schutz dadurch, dass alle ihre gegen außen gelegenen Hadromzellen aus sehr starkwandigen, behöftporigen Tracheiden bestehen, welche dann gewölbeähnlich das daruntergelegene Leptom schützen. — Wir werden also wohl anzunehmen haben, dass alle diese »kleinen Mestombündel« der *Restiaceae* aus Leptom und Hadrom zusammengesetzt sind, ebenso dass sie perihadromatisch, jedenfalls nicht collateral, gebaut sind, wenn auch dies nicht bei allen nachgewiesen werden kann. Wie oben schon angeführt, liegen aber nur in sehr seltenen Fällen die kleinen Mestombündel so frei — nur von innen an den mechanischen Ring gelehnt — in der Parenchymscheide, meistens sind sie bedeckt von 1—2 Lagen mechanischer Zellen. Dann kann man häufig eine Beobachtung machen, welche von Wichtigkeit ist für die Erklärung der physiologischen Bedeutung dieser kleinen Bündel. Fertigt man nämlich successive Querschnitte an, so sieht man öfters, dass, während auf den weitaus meisten Schnitten die kleinen Bündel völlig vom mechanischen Ring umfasst werden, die schützenden mechanischen Zellen über einem Bündel stellenweise auf einem oder dem anderen Schnitte fehlen können (Taf. VIII. Fig. 8), dass also an dieser Stelle das Bündel direct mit der Parenchymscheide in Berührung tritt. Setzt man dann solche successiven Querschnitte weiter fort, so bemerkt man, dass schon auf dem nächsten Schnitt vielleicht sich diese Lücke im mechanischen Ring wieder geschlossen hat, dass also jetzt das kleine Bündel völlig vom directen Verkehr mit der Parenchymscheide abgeschlossen ist. Von welcher Bedeutung diese Einrichtung für die Pflanze ist, wird im nächsten Kapitel besser im Zusammenhang ausgeführt werden können.

Wie man häufig beobachten kann, besonders schön bei *Lyginia barbata* R. Br., sind die kleinen Mestombündel nichts anderes als Abzweigungen der großen Bündel, welche sofort nach der Abtrennung in der Richtung nach dem chlorophyllführenden Gewebe resp. der Parenchymscheide verlaufen und sich dann weithin unter der Parenchymscheide hinziehen, ähnlich wie dies Volkens (l. c. p. 62 und 63) beschreibt: »Das Wassergewebe wird.... stets in seiner ganzen Breite von Gefäßbündeln durchsetzt, die sich als seitliche Auszweigungen der Mittelnerven resp. des centralen Holzkörpers erwiesen.« Es ist meine feste Überzeugung, dass diese kleinen Bündel stammeigen sind, obgleich es mir nie mit absoluter Sicherheit gelungen ist, dies festzustellen. Diese Untersuchungen werden ungemein erschwert dadurch, dass die Bündelendigungen aus sehr wenigen, kleinlumigen und zartwandigen Zellen bestehen und weil dieselben eingelagert sind in die dickwandigen Zellen des mechanischen Ringes. Hierdurch wird vor allem schon das Schneiden erschwert, ferner aber werden die zarten Gewebe beim Auseinanderreißen der starkwandigen Zellen meistens fast völlig zerstört. Ein Vorkommen

stammeigener Bündel wäre ja hier auch gewiss nicht erstaunlich, wenn man die Function derselben in Erwägung zieht. Bei den meisten Pflanzen endigen die Bündel im Blattparenchym, um dort Assimilationsprodukte aufzunehmen und Wasser abzugeben. Bei den *Restiaceae* jedoch sind in den allermeisten Fällen keine Blätter vorhanden, der Stengel selbst ist mit einem mächtig entwickelten Assimilationsgewebe versehen, so dass also gewiss auch dieselben Stoff ableitenden und zuleitenden Vorrichtungen getroffen sein müssen, wie sie sich gewöhnlich in den Blättern finden.

Eine Sonderstellung nimmt fasst in jeder Beziehung *Anarthria polyphylla* Nees ein (Taf. VII. Fig. 9 und 10). Hier ist ein nur ganz schwacher mechanischer Ring ausgebildet. Das innerhalb desselben gelegene Grundparenchym ist nun fast völlig verdrängt durch die ungemein zahlreichen, dichtgedrängten, perihadromatischen Bündel. Diese bestehen aus einem centralen Leptomteil, um welchen sich ein 1—2-schichtiger, geschlossener, aus typischen, behöftporigen Tracheiden gebildeter Ring herumzieht. Nur in den sich an den mechanischen Ring anlehnenden Bündeln finden sich auf deren Innenseite vereinzelte Ring- und Spiralgefäße; der weitaus größere Teil der Bündel besitzt mit Sicherheit keine solchen, sie könnten also auch mit vollem Recht als typisch concentrische Bündel bezeichnet werden (Taf. VII. Fig. 10). Haberlandt sagt an einer Stelle (l. c. pag. 215): Die Gefäße charakterisieren sich gegenüber den Tracheiden nicht bloß durch die mehr oder minder vollständige Resorption der Querwände als die Hauptbahnen des Saftstromes; auch die durchschnittlich größere Weite steht damit im Zusammenhang«. Nun habe ich weder jemals gefunden, dass die Querwände fehlen können, noch war nachzuweisen, dass irgend eine der Hadromzellen sich vor den übrigen durch größeres Lumen auszeichnete. Wir haben folglich hier keine Gefäße, sondern nur stark verdickte, sowohl der Festigkeit wie der Leitung dienende Tracheiden, welche man mit voller Berechtigung den »Fasertracheiden« der Dracaenen gleichstellen kann. In welcher Weise die Bildung dieser eigenartigen Bündel vor sich gegangen ist, müsste natürlich erst durch entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen festgestellt werden; sehr wahrscheinlich ist es jedoch, dass die peripherischen Bündel, welche vereinzelte Spiralgefäße aufweisen, die primären sind, während sich die übrigen erst secundär, centripetal fortschreitend gebildet haben. —

Anschließend hieran möchte ich noch eine Frage von allgemeinerer Bedeutung erörtern. Haberlandt (l. c. pag. 237 ff.) bespricht die Bedeutung der collateralen Bündel für die Pflanze und kommt dabei zum Ergebnis, dass dieselben herzuleiten seien aus dem Princip des »möglichst directen Stoffverkehrs zwischen Hadrom- und Palissadengewebe«, d.h. dass sie dem »Bauprincip der Stoffableitung auf möglichst kurzem Wege« dienen. Wie wir soeben gesehen haben, besitzt nun der Stengel von *Anarthria*

polyphylla Nees perihadromatische Bündel (Taf. VII. Fig. 9 u. 10). In dem stielrunden Blatte dagegen sind nur typische collaterale Bündel vorhanden (Taf. VII. Fig. 6). Es fragt sich nun, ob die Erklärung Haberlandt's auch auf diesen Fall anwendbar ist. Ich glaube dies nicht. Denn die Bedingung, dass das Hadrom dem Palissadengewebe direct anliegen soll und deshalb seine eigentümliche Lagerung dem Leptom gegenüber einnimmt, ist hier im stielrunden Blatt ja nicht gegeben, im Gegenteil, das Hadrom liegt — dem Assimilationsgewebe abgewendet — dem Blattinnern nahe und muss erst durch complicierte Einrichtungen mit jenem in Verbindung treten, wie wir weiter unten sehen werden. Trotzdem aber finden wir die collateralen Bündel im Blatt, obgleich wir noch im Stengel nur perihadromatische beobachten konnten. Was der Grund hierfür sein mag, ist sehr schwer anzugeben, vielleicht ist er zu suchen in der Schutzbedürftigkeit des Leptoms, welches sich auf diese Weise direct an die subepidermalen Rippen anlehnen kann. Doch ist es allerdings sehr fraglich, ob der Schutz geringer sein würde, wenn sich das ganze perihadromatische Bündel auf die Rippe stützte.

C. Mechanischer Ring (Mechanisches System).

Schwendener hat uns gezeigt, von welcher Bedeutung die mechanischen Zellen für jede Pflanze sind. Wir finden dieselben in den verschiedenen Pflanzen ganz verschieden angeordnet, aber doch gelang es festzustellen, dass dieselben stets in einem bestimmten Verhältnis zu einander und auch zum ganzen pflanzlichen Organismus stehen. Und zwar bilden sie ein System, welches gar nicht oder nur ganz wenig von anderen Gewebesystemen beeinflusst wird. Alle senkrecht in die Luft sich erhebenden pflanzlichen Teile werden auf Biegungsfestigkeit beansprucht. Dieselbe erlangt die Pflanze auf sehr verschiedene Weise.

Nach Schwendener's Darstellung aber ist zur Erlangung der größtmöglichen Biegungsfestigkeit verbunden mit möglichst geringem Materialaufwand am meisten geeignet (l. c. pag. 74) »das System des einfachen Hohlcylinders mit eingebetteten oder angelehnten Mestomsträngen«, wie wir ihn mit verschwindenden Ausnahmen bei den *Restiaceae* immer vorfinden. Schwendener sagt von demselben (l. c. pag. 74): »Es ist ein Gebilde für sich, in Form und Lage nur wenig beeinflusst von anderen Geweben; der unzweideutige Vertreter des mechanischen Princips. Die peripherischen Gefäßbündel richten sich nach ihm, nicht umgekehrt; sie finden an ihm einen festen Halt oder eine schützende Hülle, indem sie sich bald von außen, bald von innen an denselben anlehnen oder im Innern des Ringes einbetten«.

Dass das letztere gerade für unsern Fall richtig ist, haben wir teilweise schon gesehen bei der Besprechung der Leitbündel. Wie sehr aber gerade bei den *Restiaceae* ein möglichst vollkommenes System am Platze ist und überall durchgeführt sein muss, das wird uns klar, wenn wir bedenken,

dass wir hier einen der wenigen Fälle vor uns haben, in welchem das mechanische System des Stengels einigermaßen, oft sogar nicht unbedeutend beeinflusst wird von einem anderen Gewebe. Dieses Gewebe, welches an Wert für das Leben der Pflanze dem mechanischen Gewebesystem mindestens gleichzustellen sein dürfte, ist das Assimilationsparenchym. Beide Gewebesysteme beanspruchen eine möglichst weitgehende peripherische Lagerung; ein Zurückdrängen des einen durch das andere darf nur bis zu einem genau festzustellenden Punkte erfolgen. Ein Darüberhinausgehen würde für jedes System Unbrauchbarkeit, für den gesamten Pflanzenorganismus aber den Tod bedeuten. Wie wunderschön oft diese Wechselbeziehung zum Ausdruck kommt, das werden wir noch häufig zu besprechen haben. —

Der mechanische Ring der *Restiaceae* besteht immer aus typischen, spitz prosenchymatischen, mit linksschiefen Poren versehenen, langgestreckten Bastzellen und bildet das einzige typisch mechanische Element der *Restiaceae*, da hier durchgehends Collenchym fehlt. Bald erreicht der mechanische Ring eine sehr große Stärke, bei *Thamnochortus argenteus* Kth z. B. bis zu 15 Zelllagen, bald ist er schwach, z. B. bei *Anthochortus Ecklonii* Nees nur eine bis zwei Lagen stark. Ganz ohne mechanischen Ring sind nur drei Arten der *Restiaceae* von der durchaus abweichenden Gattung *Anarthria* R. Br., *A. scabra* R. Br., *laevis* R. Br. und *gracilis* R. Br. Hier haben wir entweder das System der »subepidermalen Rippen« oder das der »zusammengesetzten peripherischen Träger« ausgebildet. Bei *Anarthria prolifera* R. Br. dagegen ist ein mechanischer Ring ausgebildet, aber wir finden hier auch noch einzelne wenigzellige subepidermale Stränge, welche als Aussteifungsvorrichtung der Epidermis zu betrachten sind. —

Bei vielen Arten der *Restiaceae* ist das System des »peripherischen Hohlcylinders mit Anschluss der Rippen an die Epidermis« zur Ausbildung gelangt. Haberlandt sagt über dasselbe (l. c. pag. 120): »Es ist einleuchtend, dass eine solche Construction von ganz besonderer Widerstandsfähigkeit ist, weshalb sie auch in der Architektur und im Maschinenbau eine sehr häufige Anwendung findet.«

Ein derartiges mechanisches System besitzen folgende Arten: *Hypodiscus Willdenowia* Mast., *Neesii* Mast., *argenteus* Mast., *striatus* Mast.; *Willdenowia striata* Thbg.[1]), *cupidata* Mast., *sulcata* Mast.; *Hypolaena tenuis* Mast. (= *Anthochortus Ecklonii* Nees). Es besteht zwar zwischen den verschiedenen Arten ein gewisser, scheinbarer Unterschied, indem einige derselben subepidermale Rippen besitzen, welche durchweg aus typischen, longitudinal gestreckten mechanischen Zellen bestehen, während bei anderen die Rippen vom mechanischen Ring aus mehr oder weniger weit ins Assimilationsparenchym hinein sich erstrecken, ohne aber die Epidermis selbst zu erreichen

1) Schwendener, »Mech. Princip«, tab. X, fig. 11.

(Vergl. Taf. VII. Fig. 4). Die Verbindung zwischen diesen vorgeschobenen Leisten von mechanischen Zellen und der Epidermis übernehmen dann aber stets starkwandige, chlorophyllose, radial gestreckte Stützzellen oder Strebezellen. Dass man diese bei den Typen aber in Wirklichkeit nicht trennen darf, dafür sprechen mehrere Beispiele. Bei *Hypodiscus Willdenowia* Mast. (vergl. auch Taf. VII. Fig. 4) reichen in den meisten Fällen die Rippen der mechanischen Zellen bis an die Epidermis heran. Es kommt aber nicht selten auch vor, dass eine solche Rippe sich keilförmig gegen die Epidermis zu verschmälert, so dass an die Epidermis selbst nur noch eine einzige mechanische Zelle grenzt. In einem solchen Falle sind dann meist — um der Epidermis mehr Festigkeit zu verleihen — noch viele radial gestreckte Stützzellen vorhanden, welche auf der Rippe aufsitzend bis zur Epidermis reichen. In andern Fällen kommt es bei derselben Pflanze vor, dass gar keine der Bastzellen an die Epidermis grenzt. Auch hier wird die mechanische Bedeutung der Rippe dadurch klar, dass sich Stützzellen einschieben. Ich stelle deshalb die Formen, bei welchen die mechanischen Zellen nie bis zur Epidermis reichen und immer durch hohe, radial gestreckte Stützzellen ersetzt werden, in dieselbe Reihe wie die mit typischen subepidermalen Rippen. Man findet ja bei allen diesen Stengeln, welche keine Blätter besitzen und die Assimilation allein zu verrichten haben, eine sehr starke Schicht von Assimilationsgewebe unter der Epidermis. Da dieses nun sehr zartwandig ist, so muss dafür gesorgt sein, dass bei solchen Pflanzen, an welche Anforderungen auf Widerstandsfähigkeit gegen radialen Druck gestellt werden, dieser Nachteil für ihre Festigkeit dadurch beseitigt wird, dass bei größtmöglicher Widerstandsfähigkeit der nötigen Stützen doch möglichst wenig Raum von denselben in Anspruch genommen wird. Allen diesen Anforderungen wird aber durch die mechanischen Stützzellen sehr gut genügt, denn sie erfüllen wohl gerade so gut wie mechanische Rippen die eben angeführten Bedingungen. Fast ganz ohne mechanische Rippen, nur mit lang radial gestreckten Stützzellen versehen, welche zu longitudinalen Leisten vereinigt sind, ist die Gattung *Leptocarpus* R. Br. (Taf. VIII. Fig. 1). Hier ist der mechanische Ring an den Punkten, wo die Stützzellen aufsitzen, nur ganz wenig nach außen vorgewölbt, und auf diesen Vorwölbungen sitzen dann die Leisten auf, welche auf dem Querschnitt aus 2—3 Zellen gebildet sind und sich außen und innen säulenartig verbreitern. Pfitzer (l. c. p. 573) glaubt, ihre hauptsächliche Bedeutung sei die, dass sie das chlorophyllführende Gewebe in einzelne Fächer teilen, wodurch dann selbst bei Zerstörung oder Vertrocknen der zartwandigen Gewebe eines der Fächer doch die übrigen Fächer unverletzt bleiben und für die Assimilation nicht verloren gehen. So richtig diese Ansicht ja gewiss auch ist, so möchte ich doch behaupten, dass dieses Moment erst in zweiter Linie zu berücksichtigen sei, und dass diese Zellen vor allem mechanischen Zwecken dienen, um nämlich dem radialen Druck Widerstand leisten zu können, welcher entsteht, wenn

Wassermangel eintritt und hierdurch die Epidermiszellen ihre Turgescenz verlieren.

Ein sehr eigentümliches mechanisches System besitzt *Anthochortus Ecklonii* Nees (Taf. VIII. Fig. 4, 5, 6 u. Taf. VII. Fig. 11). Wir finden hier einen nur sehr schwach ausgebildeten mechanischen Ring, an welchen sich nach außen 4 rechtwinklig zu einander gestellte, starke, breite, subepidermale Rippen anlehnen. Diese verlaufen bis dicht unter die Epidermis und teilen sich dort in je zwei auf dem Querschnitt einschichtige, rechtwinklig abgehende Äste. Hiermit im Zusammenhang steht nun, dass wir einen vierkantigen Stengel haben, bei welchem nicht, wie sonst überall, die Kanten, sondern die Flächen durch mechanische, longitudinal verlaufende Zellplatten gestützt werden. Da also die Epidermis der Stengelflächen durch diese T-förmigen Träger nach innen begrenzt ist, so kann an dieser Stelle selbstverständlich das Assimilationsgewebe nirgends die Epidermis berühren. Ebensowenig werden wir auf den Flächen des Stengels Spaltöffnungen erwarten dürfen. Das ganze Durchlüftungs- und Assimilationssystem muss also verlegt sein in die Kanten des Stengels. In welcher Weise die Assimilation hier ermöglicht wird, werden wir weiter unten sehen.

Hierher gehört dann noch eine Erscheinung, welche sich in mehr oder minder deutlichem Grade bei allen Arten der Gattung *Anarthria* R. Br., am typischsten aber im Blatte von *Anarthria polyphylla* Nees findet. Dasselbe ist stielrund und zeigt auf dem Querschnitt in ziemlich regelmäßiger Abwechslung unter der Epidermis (Taf. VII. Fig. 5) chlorophyllführendes Gewebe und subepidermale Rippen. Diese letzteren (Taf. VII. Fig. 6) nun sind meist stark und breit ausgebildet und reichen ziemlich weit in das Blatt hinein, wo dann von der Rippe geschützt und teilweise umschlossen je ein collaterales Leitbündel liegt. Die ganze Rippe mit Ausnahme der Ränder besteht aus typischen, mit linksschiefen Poren versehenen, fast bis zum Verschwinden des Lumens verdickten Bastzellen. An den Rändern der Rippe jedoch bemerkt man Zellen, welche ein bedeutend größeres Lumen aufweisen und mit sowohl auf Quer- wie auf Längsschnitten deutlich erkennbaren behöften Poren versehen sind. Dieselben bilden zusammenhängende, auf dem Querschnitt immer nur eine Zellschicht breite Streifen, welche von den im Innern des Blattes gelegenen Leitbündeln bis zu der Stelle der Rippen sich nach außen ziehen, wo dieselben auf das Assimilationsgewebe stoßen. Wie leider noch öfters bei diesen Untersuchungen musste ich auch hier darauf verzichten, mit voller Sicherheit über die Function dieser Zellen Gewissheit zu schaffen, da mir kein lebendes Material zu Gebote stand. Das glaube ich jedoch mit ziemlicher Berechtigung aussprechen zu dürfen, dass diese behöftporigen, großlumigen, starkwandigen, völlig tracheidenartigen Zellen in irgend einer Beziehung stehen zu dem Verkehr zwischen Mestombündel

und dem Assimilationsgewebe, d. h. dass sie vielleicht die Aufgabe haben werden, das letztere mit Wasser zu versorgen.

Gerade bei dieser Pflanze ist es um so mehr zu bedauern, dass lebendes Material nicht zu beschaffen war, weil sie in fast allen Gewebeelementen Eigentümlichkeiten und Abnormitäten zeigt, welche ihr Studium zu einem sehr interessanten und lehrreichen machen würden.

D. Parenchymscheide.

(Sammelzellring nach Volkens, Stärkescheide der Autoren.)

Die Parenchymscheide (vergl. Taf. VII. Fig. 3, 4, Taf. VIII. Fig. 9 etc.) besteht gewöhnlich aus ungefähr cubischen, mehr oder weniger dünnwandigen, fast immer großlumigen und sehr porösen Zellen, welche sich um den mechanischen Ring meist 1—2 Lagen stark, aber auch bis zu 5 Lagen anwachsend, continuierlich herumziehen. Selten ist die Länge der einzelnen, immer longitudinal gestreckten Zelle viel größer als die Breite, mehr als doppelt bis dreimal so lang habe ich sie nirgends gefunden. Bei Zusatz von Chlorzinkjod färben sich ihre Membranen meist schön blau, in concentrierter Schwefelsäure lösen sie sich augenblicklich, viel schneller noch als das zarte Assimilationsparenchym. Nur in Ausnahmefällen sind in der Parenchymscheide Inhaltsstoffe anzutreffen; in einigen wenigen Fällen konnte ich darin Stärkekörner und auch Spuren von Chlorophyll nachweisen, bei *Lyginia barbata* R. Br. dagegen große Krystalle von oxalsaurem Kalk. In den allermeisten Fällen jedoch zeigte sich die Scheide ohne alle Inhaltsstoffe.

Es ist noch nicht gelungen, überzeugend darzuthun, welches die Function der bei fast allen Monocotylen vorkommenden Parenchymscheide ist, obgleich schon sehr viele Ansichten darüber geäußert worden sind. Mir konnte unmöglich die Aufgabe zustehen, diesen streitigen Punkt zu klären, da dies mit trockenem Material völlig unmöglich wäre. Während meiner Untersuchungen habe ich mir aber die Ansicht gebildet, — natürlich nur geltend für die Parenchymscheide der *Restiaceae* — dass dieser Ring hauptsächlich die Aufgabe hat, Wasser für das Assimilationsparenchym aufzuspeichern, welches durch die »kleinen Mestombündel« ihm zugeführt wird. Hierdurch könnte dann eine regelmäßige, ununterbrochene Versorgung des Assimilationsgewebes erfolgen, welches bei der großen Trockenheit der Standorte der *Restiaceae* gar sehr der Gefahr des Austrocknens ausgesetzt ist. Unterstützt wird diese meine Ansicht durch viele Beobachtungen, welche, wenn sie auch nicht beweiskräftig sein sollten, so doch gewiss die Ansicht annehmbar machen, dass wir in dieser Parenchymscheide in erster Linie ein Organ der Wasserspeicherung zu sehen haben.

Nirgends bei den *Restiaceae* kommt es vor, dass Leitbündel frei im chlorophyllführenden Gewebe liegen; wie wir vorhin gesehen haben, sind

dieselben immer im Grundparenchym eingebettet oder aber sie lehnen sich von innen an den mechanischen Ring. Nur die kleinen Mestombündel ermöglichen eine Verbindung zwischen Leitungs- und Assimilationssystem, indem sie an manchen Stellen mit der Parenchymscheide in Verbindung treten (Taf. VIII. Fig. 8 u. 9) — wie wir oben gesehen haben — und dort an dieselbe Wasser abgeben und Assimilationsprodukte aufnehmen. Denn in sehr vielen Fällen ist es ganz unmöglich, dass die grünen Zellen von anderer Seite als der Parenchymscheide ihren für die Assimilation unentbehrlichen Wasserbedarf beziehen. Wie überall [1]), so wird auch hier bei den *Restiaceae* in sehr vielen Fällen die Epidermis das Assimilationsparenchym wenigstens teilweise mit Wasser versehen. Aber sehr oft kann dies nicht der Fall sein, besonders wo die Epidermis hauptsächlich mechanische Functionen besitzt, und wo deshalb ihre Radialwände oft fast bis zum Verschwinden des Lumens verdickt sind.

Geradezu beweisend hierfür ist aber *Anthochortus Ecklonii* Nees (Taf. VIII. Fig. 5), wo gar nirgends das grüne Gewebe mit der Epidermis in Berührung tritt, und man höchstens annehmen müsste, dass die eigentümlichen starkwandigen, nur locker, palissadenartig neben einander stehenden Schutzzellen die Vermittler zwischen Epidermis und Assimilationsparenchym bildeten. Es lässt sich also nachweisen, dass wenigstens in manchen Fällen die Assimilationszellen ihren Wasserbedarf nur der Parenchymscheide entnehmen können. Und auch bei allen übrigen ist dies gewiss mit der Einschränkung sicher, dass auch die Epidermis zum Wasserverbrauch wird beizutragen haben, im einen Falle mehr, im andern weniger. Jedenfalls aber ist die Parenchymscheide nie selbst leitend. Wahrscheinlich wird dies schon dadurch gemacht, dass alle ihre Zellen von ungefähr cubischer Gestalt sind, was doch völlig im Widerspruch steht mit der Beobachtung, dass alle leitenden Elemente in der Richtung des Stromes gestreckt sind. Aber es lässt sich auch direct beweisen, dass eine Leitung oder eine lebhaftere Wasserbewegung in der Scheide selbst nicht möglich ist, dass also das Wasser nur durch Vermittelung der kleinen Bündel in die Parenchymscheide hineingelangen kann. Zum Beweis hierfür wähle ich *Lepyrodia Anarthria* Nees. Auf einem Stengelquerschnitt kurz unterhalb der Blütenregion finden wir die Parenchymscheide zusammengesetzt aus großen, zartwandigen, sehr porösen, dicht — ohne Intercellularen — aneinanderschließenden Zellen. Dieselbe Gestalt haben die Zellen bis etwa in die Mitte des 40 cm hohen Stengels. Kurz unterhalb der Mitte findet man aber dieselben — allerdings noch selten — untermischt mit solchen Zellen, welche eine etwas gelbliche Farbe

---

1) Westermaier, Über Bau und Function des pflanzlichen Hautgewebesystems. Pringsheim's Jahrbücher XIV. p. 45.

zeigen und einseitig — nach der Innenseite zu — verdickt sind. Je weiter man dann auf successiven Querschnitten nach unten gelangt, desto mehr nehmen diese U-förmig verdickten, zuletzt dunkelbraun gefärbten Zellen an Zahl zu, bis wir bald — noch 10 cm über dem Boden — eine typische Schutzscheide vor uns haben, wie man sie bei Wurzeln und Rhizomen beobachtet. Dass diese Zellen, welche fast kein Lumen mehr besitzen, nicht (mehr) leitend sein können, ergiebt sich ganz von selbst. Diese Schutzscheide löst sich bei Zusatz von concentrierter Schwefelsäure bis auf eine sehr feine Lamelle, sie ist also eine typische Schutzscheide im Sinne Schwendener's[1]). Wir haben hier einen directen Übergang von Parenchymscheide in Schutzscheide. Nicht bei allen *Restiaceae* findet man im Stengel eine solche, doch habe ich sie noch bei mehreren Arten, besonders bei der Gattung *Restio* nachgewiesen.

Zunächst nun wird hierdurch bewiesen, dass wirklich eine Leitung von unten nach oben in der Parenchymscheide nicht stattfinden kann. Ferner ist klar, dass auch die Assimilationsprodukte nicht auf diesem Wege zu ihren Verbrauchsorten geleitet werden können, sondern dass sowohl Wasserzufuhr als Ableitung der Assimilationsprodukte nur durch Vermittlung der kleinen Mestombündel erfolgen kann. Vielleicht könnte man aber einwerfen, dass ja an den Stellen, wo die Schutzscheide ausgebildet ist, eine Versorgung der chlorophyllführenden Zellen mit Wasser gar nicht möglich sei. Wie ich aber im folgenden Kapitel zeigen werde, ist in den allermeisten Fällen, wie dies ganz besonders schön gerade bei *Lepyrodia Anarthria* Nees zu sehen ist, das chlorophyllführende Gewebe in den unteren Teilen nicht mehr functionsfähig. Während wir oben am Stengel typische Palissaden haben, verschwinden dieselben allmählich gegen die Mitte des Stengels zu und wir finden dort nur noch wenig Chlorophyll enthaltendes, große Intercellularen frei lassendes Schwammgewebe. Unten am Stengel aber ist von Chlorophyll in diesen Zellen fast nichts mehr zu bemerken; wir finden dort nur noch größtenteils ausgetrocknetes, große Luftlücken enthaltendes Gewebe, das zur Assimilation völlig untauglich ist. Hierdurch wird also meine Ansicht nur noch mehr bestätigt, denn wo keine Assimilation mehr stattfindet, ist auch ein wasserspeicherndes Gewebe nicht mehr notwendig. Vielleicht ist auch aus dem soeben Beschriebenen auf die Function der Schutzscheide zu schließen. Meiner Ansicht nach ist die Annahme einer Verstärkung des mechanischen Ringes durch die Scheide völlig ausgeschlossen, da ja das Hinzukommen einer neuen, dabei nicht allzu starken Schicht nichts für die Festigkeit des Stengels bedeuten würde. Vielleicht aber besteht die Bedeutung der Schutzscheide darin, dass sie die nach der Parenchymscheide hin austretenden kleinen Mestombündel gegen äußere

1) Schwendener, Die Schutzscheiden und ihre Verstärkungen. Abh. d. k. Akad. d. Wiss. zu Berlin 1882.

Einflüsse, z. B. Verdunstung, schützt, sobald dieselben nicht mehr nötig sind, um die Zufuhr von Wasser und Ableitung von Assimilationsprodukten zu vermitteln.

Dafür, dass eine Leitung vom Boden oder zum Boden durch die Parenchymscheide nicht vermittelt werden kann, spricht auch folgendes. Bei einigen Arten der Gattungen *Hypodiscus* Nees und *Willdenowia* Thbg. finden wir oben am Stengel von der Blütenregion bis etwa zur Mitte herab einen breiten Ring von Assimilationsgewebe entwickelt und eine großzellige, normale Parenchymscheide. Je weiter man aber auf Querschnitten nach unten vorrückt, desto schmaler wird der Ring des Assimilationsgewebes, desto undeutlicher, schwammparenchymartiger werden die vorher gestreckten Palissaden und desto kleinzelliger, dickwandiger wird die Parenchymscheide. Noch weiter nach unten zu beginnen auch die jetzt rundlichen Zellen des Assimilationsgewebes sich zu verdicken, und in der Nähe der Wurzel ist dann der ganze Hohlcylinder zwischen mechanischem Ring und Epidermis ausgefüllt mit lauter gleichartigen, fast bis zum Verschwinden des Lumens verdickten parenchymatischen Zellen. Hier ist von der früheren Parenchymscheide durchaus nichts mehr zu erkennen. Dass hier eine Leitung völlig unmöglich ist, ergiebt sich ganz von selbst, diesen Zellen kann nur noch eine mechanische Function zugeschrieben werden.

Für die Bedeutung der Parenchymscheide als wasserspeicherndes Gewebe sprechen auch noch andere Umstände. Volkens (l. c. p. 63) beschreibt Fälle, wo ein inneres Wasserversorgungssystem mit dem äußeren, der Epidermis in Verbindung tritt. Ganz ähnliche Bilder erhielt ich bei mehreren *Restiaceae*, z. B. *Hypodiscus gracilis* Nees (= *striatus* Mast.?), *Lepidobolus Preissianus* Nees etc. An manchen Stellen sieht man bei diesen Arten im Assimilationsparenchym an Stelle der grünen Zellen weiße, chlorophyllose auftreten, welche von der Epidermis bis zur Parenchymscheide reichen. Dabei sind diese Zellen aber zartwandig und zeigen durchaus keinerlei Analogien zu Stützzellen oder Schutzzellen. Auch ist an diesen Stellen oft die Parenchymscheide weit nach außen vorgewölbt. — Vielleicht lässt sich hierher auch die eigenartige Stengelbildung von *Thamnochortus giganteus* Kth. ziehen. Bei dieser Restiacee ist auf einer Seite des Stengels die Bildung von Assimilationsgewebe unterdrückt, so dass die Epidermis an dieser Stelle weit nach einwärts gebogen ist und direct an die Parenchymscheide grenzt.

Man kann hiernach die Parenchymscheide wohl mit vollem Recht als ein Wasser speicherndes Gewebe ansprechen.

Da wir ferner gesehen haben, dass in manchen Fällen die Parenchymscheide in eine typische Schutzscheide übergehen kann, so könnte man sie wohl nicht mit Unrecht auch als »Coleogen«[1]) bezeichnen.

---

1) Haberlandt, l. c. p. 259.

Wie schon öfters hier angeführt wurde, müssen die Assimilationsprodukte die Parenchymscheide passieren, da es sonst absolut keinen andern Leitungsweg giebt. Dies ist hier sehr leicht zu zeigen; denn wie von vornherein anzunehmen sein wird, ist das Assimilationsgewebe selbst auf weitere Strecken nicht leitend. Wenn dies bewiesen werden sollte, so lässt sich der Beweis auf das schlagendste erbringen für alle die Formen, bei welchen — wie wir im folgenden Kapitel sehen werden — das chlorophyllführende Gewebe in Platten (Taf. VIII. Fig. 1, 5, 6, 7, Taf. IX, Fig. 1, 2, 3) angeordnet ist. Da aber nun auch gezeigt wurde, dass die Parenchymscheide nicht leitend ist, so bleibt kein anderer Weg für die Assimilationsprodukte, als durch die kleinen Mestombündel aufgenommen und den großen Leitbündeln zugeführt zu werden. Auf keinen Fall können aber Stärke und andere Assimilate längere Zeit in der Parenchymscheide aufgespeichert bleiben, da ich sonst gewiss dieselben öfters hätte beobachten müssen.

E. Assimilationsgewebe (Durchlüftungs- und Assimilationssystem).

a. Das chlorophyllführende Gewebe.

Querschnitte durch einen Stengel kurz unterhalb der Blütenregion zeigen gewöhnlich ein Assimilationsgewebe, welches vertreten ist durch zwei Lagen (es kommen aber auch sowohl eine als drei Lagen vor) von zartwandigen, radial angeordneten Palissaden, dem spezifischen Assimilationsgewebe[1]). Die äußere Lage desselben besteht immer aus straffen, ziemlich dicht aneinander schließenden, nur kleine Intercellularen frei lassenden Zellen, welche etwa 4—6 mal länger als breit sind und meist ein fast rundes Querschnittsbild bieten. Die innere Lage der Palissaden nähert sich gewöhnlich schon etwas dem Typus des Schwammparenchyms; die Zellen sind höchstens 3—4 mal so hoch als breit, ihre Wände sind nicht mehr so straff und gerade wie bei den vorigen; sie zeigen große Intercellularen und kein rundes, sondern mehr ein unregelmäßig vieleckiges bis kreuzförmiges Querschnittsbild. Ist nur eine Lage von Assimilationszellen vorhanden, was nicht selten vorkommt, so besteht diese aus ziemlich straffen Palissaden, ohne dass eine Spur von schwammgewebeartigen Zellen zu finden wären (Taf. VII. Fig. 4). Immer sind bei allen den Formen, welche Palissadengewebe — in einer oder zwei Lagen — besitzen, zwei Systeme von Durchlüftungskanälen vorhanden, durch welche den assimilierenden Zellen die nötige atmosphärische Luft zugeführt wird.

Das erste System dieser Kanäle besteht aus den Intercellularen, wie man sie immer im Assimilationsgewebe der Pflanzen trifft, nämlich aus

1) Haberlandt, l. c. p. 179.

Längskanälen, welche parallel zu den Palissaden verlaufen und sich auf einem Querschnitt durch die Palissaden (vergl. Taf. VII. Fig. 11) immer als die kleinen, drei- oder viereckigen Intercellularen erkennen lassen. Das andere System ist auf einem solchen Schnitt gar nicht zu finden, wohl aber auf allen Stengelquerschnitten. Es sind dies die von Tschirch (l. c. p. 154 und 155) genau beschriebenen, aber vor ihm auch schon von Pfitzer erkannten »Gürtelkanäle« (Taf. VII. Fig. 3 und 4), deren eigentümliches Bild auf einem solchen Schnitt leicht zu Täuschungen Veranlassung geben kann. Es ist dies ein Kanalsystem, welches ringförmig um die einzelnen Palissaden herumläuft und immer mit dem System von Längskanälen in Verbindung steht. Jede Palissadenzelle ist also von allen Seiten von atmosphärischer Luft umspült, welche ihr durch etwa 4—8 Längskanäle und bis zu 20 Ringkanäle zugeführt wird. Die Ringkanäle oder Gürtelkanäle münden in ihren letzten Ausläufern alle in die tief ins Assimilationssystem hineingreifenden Atemhöhlen, die bald noch näher besprochen werden sollen. Auch die »Höckerbildung« der chlorophyllführenden Zellen, welche Tschirch bei *Kingia*[1]) beschreibt, lässt sich bei sehr vielen Formen mit Palissadengewebe nachweisen. Doch sind diese Bildungen hier immer sehr klein und des auflagernden Chlorophylls wegen sehr undeutlich, so dass ich mich darauf beschränke, dieselben zu erwähnen.

An dieser Stelle muss ich eine Bemerkung von allgemeinerer Bedeutung einfügen. Wie wir soeben gesehen haben, besitzen alle *Restiaceae*, welche überhaupt Palissadengewebe aufweisen, diese beiden Systeme der Durchlüftungskanäle. Bei Tschirch nun (l. c. p. 155 ff.) und nach ihm bei Haberlandt (l. c. p. 299) finden wir dagegen ausgeführt, dass bei *Hakea*, *Restio* und *Kingia* immer nur ein System vertreten sei, nämlich nur das der Gürtelkanäle. Und zwar wird dies in Verbindung gebracht, wie dies von Tschirch weitläufig ausgeführt wird, mit der dadurch bewirkten Verringerung der Transpiration. Tschirch sagt: »durch diese Einrichtung muss der Wasserdampf offenbar, um vom Innern des Blattes nach außen zu gelangen, einen weit längeren Weg zurücklegen, indem er, statt in gerader oder wenig gewundener Linie, in Zickzackbahnen das Gewebe durchzieht.« Ausdrücklich verweist Tschirch auf die Arbeit Pfitzer's, welcher dasselbe beschrieben haben soll. Nun finden wir aber bei Pfitzer (l. c. p. 577) folgende Stelle: »Es ist dabei zu bemerken, dass gerade ausschließlich die ganze Schicht blattgrünführender Zellen, an welche die Spalten der Schutzzellen anstoßen, nicht nur, wie das bei wagerecht radial liegenden cylindrischen Zellen notwendig ist, in dieser Richtung verlaufende, sondern auch tangentiale Zwischenräume besitzt, welche letzteren recht zierlich gebildet sind. Es kann somit die durch die Spalten ein- oder austretende Luft sich leicht auch in der Stammaußenfläche paralleler Richtung überall

1) Tschirch, »Sitzber. d. bot. Vereins f. d. Prov. Brandenburg« 1881. p. 10.

hin verbreiten und dann in die radial horizontalen Zwischenzellräume der äußeren assimilierenden Schicht eindringen.« Wir sehen also, dass Tschirch genau das Gegenteil von dem behauptet, was Pfitzer ausgeführt hat, obgleich er sich auf diesen beruft.

Es war mir nun aber von größtem Interesse, nachzuforschen, ob überhaupt die Thatsache richtig sei, dass die Längskanäle fehlen können. Es ist mir leicht gelungen, nachzuweisen, dass die Beobachtungen Tschirch's, soweit sie sich wenigstens auf *Hakea* erstrecken, auf einem Irrtum beruhen, denn jeder Tangentialschnitt durch eines der stielrunden Blätter von *Hakea suaveolens* R. Br. zeigte genau dasselbe Bild, wie es ein entsprechender Schnitt durch ein Blatt unserer Waldbäume aufweisen würde, d. h. die Palissaden schließen nicht fest zusammen, sondern lassen überall zwischen einander die deutlichsten Längskanäle frei.

Was das Vorkommen solcher, die Zufuhr atmosphärischer Luft begünstigender Intercellularsysteme oder gar Intercellularräume bei xerophilen Pflanzen bedeutet, wird weiter unten im Zusammenhang näher ausgeführt werden.

Das oben beschriebene Bild des Assimilationsgewebes der *Restiaceae* erhält man also auf einem Querschnitt, der ziemlich in der Nähe des Blütenstandes geführt ist. Je weiter man nun auf successiven Stengelquerschnitten nach unten vorrückt, desto mehr verlieren die vorher geradegestreckten Palissaden ihre ursprüngliche typische Gestalt. Sie nähern sich in der Form immer mehr dem Typus der Schwammgewebezellen, wobei die Intercellularen immer größer werden, bis zuletzt von ihrer urprünglichen Gestalt gar nichts mehr zu erkennen ist und wir nur noch vieleckige, lose zusammenhängende und schwach grüne Zellen vor uns haben. Noch weiter unten bemerkt man bald, dass einzelne Zellen ihren lebenden Inhalt verloren haben, so dass, je weiter man sich dem Wurzelanfang nähert, die Intercellularen immer größer werden und zuletzt dadurch, dass keine lebenden Zellen mehr vorhanden sind, große Luftlücken entstehen. Wie wir aber oben schon gesehen haben, kann auch der Fall eintreten, dass im unteren Teil des Stengels der ganze Hohlcylinder, welcher weiter oben vom Palissadengewebe eingenommen wird, ausgefüllt ist mit sklerenchymatischen Zellen (im Sinne Haberlandt's [l. c. p. 98]), dass also hier eine durchaus verschiedene Ausbildung der primären Rinde stattgefunden hat. Beide Fälle haben aber ein Gemeinsames. Wir sehen nämlich, dass nur in den oberen Teilen des Stengels die Assimilation stattfinden kann, und dass die Gewebe unten am Stengel anderen Zwecken, z. B. mechanischen, dienen.

Ein ganz anderes Bild des Assimilationsgewebes, als wie wir es bisher gesehen haben, erhalten wir jedoch bei vielen Arten dieser Familie, welche entweder vom mechanischen Ring ausgehende subepidermale Rippen oder die vorhin beschriebenen Stütz- und Strebezellen besitzen. Hier ist

dann der ganze Hohlcylinder des Assimilationsgewebes durch die longitudinal verlaufenden Rippen (Taf. VIII. Fig. 1, 5, 7) in einzelne, manchmal sehr viel Fächer oder Kammern geteilt. Aber auch diese Fächer sind bei diesen Arten nicht ununterbrochen von grünem Gewebe ausgefüllt, sondern dasselbe liegt in getrennten Platten über einander, zwischen den einzelnen Platten große Lufträume freilassend. Auf dem Querschnitt eines solchen Stengels sehen wir zunächst die subepidermalen Rippen oder Stützzellen vom mechanischen Ring aus nach der Epidermis verlaufen. Zwischen ihnen ist dann das chlorophyllführende Gewebe ausgespannt (Taf. VIII. Fig. 5 *c* u. Fig. 1 *d*). Vor allem fällt uns gleich auf, dass dieses Gewebe gar nirgends Intercellularen aufweist, auch nicht die sonst auf jedem Querschnitt deutlich wahrnehmbaren Gürtelkanäle, sondern dass jede der grünen Zellen — welche überhaupt hier nicht palissadenähnlich gestaltet sind — dicht an die andere anschließt. Diese Zellen können in 1, 2 oder 3 Lagen über einander liegen. Klarheit bringen uns radiale und tangentiale Längsschnitte. Auf dem tangentialen Längsschnitt erkennen wir die subepidermalen Rippen oder Stützzellen, welche parallel der Längsachse des Stammes verlaufen; zwischen ihnen zeigen sich — durch deutliche und mehr oder weniger große Abstände getrennt — grüne, nur eine Zelllage bildende und 4—8 Zellen in der Länge zählende Zellzüge. Auf einem radialen Längsschnitt endlich sehen wir, dass von der Epidermis bis zur Parenchymscheide scheinbar einzelne, von den zunächst stehenden durch deutliche Zwischenräume getrennte Zellen oder vermeintliche Zellfäden reichen (Taf. VIII. Fig. 6 *c*). Nun erst sind wir über diese Bilder vollständig orientiert. Wir haben hier deutliche, von einander durch mehr oder weniger große Abstände getrennte chlorophyllführende Zellplatten vor uns. Auf dem Stengelquerschnitt sehen wir die Platte von der Fläche aus. Sie nimmt — ohne Intercellularen zwischen den einzelnen sie zusammensetzenden Zellen — den ganzen Raum ein zwischen Epidermis und Parenchymscheide einerseits und den beiden subepidermalen Rippen oder Stützzellen anderseits, an welche sie sich seitlich anlehnt. Auf dem radialen Längsschnitt haben wir einen Schnitt senkrecht zur Fläche, auf dem tangentialen einen Schnitt wagerecht zu derselben. Von zwei Seiten kann eine solche Platte von der atmosphärischen Luft frei bespült werden; sie braucht infolge dessen keine Kanalsysteme, wie man sie sonst überall findet, sondern ihre Zellen schließen, soweit sie mit der Platte zusammenhängen, dicht und fest zusammen. Auf die Bedeutung dieser Einrichtung werden wir in einem späteren Abschnitte noch näher einzugehen haben. Diese Anordnung des Assimilationsgewebes in »horizontal gestellte Platten« finden wir bei vielen Arten, besonders deutlich bei *Hypolaena tenuis* Mast. (= *Anthochortus Ecklonii* Nees) und fast der ganzen Gattung *Leptocarpus* R. Br.

Hierher gehört noch eine andere, sehr auffallende Erscheinung. Wir finden sie bei einer Restiacee, welche unbestimmt, als *Leptocarpus*? bezeichnet, im Berliner botanischen Museum liegt. Dieselbe stammt von den Chatham Islands, einer Inselgruppe im Südosten von Neu-Seeland, und wurde von Krull gesammelt. So sicher es ist, dass wir hier eine Restionacee vor uns haben, ebenso gewiss ist es, dass sie nicht zu *Leptocarpus* R. Br. gehört, denn sie stimmt in keinem Punkte mit dem sonst sehr ausgeprägten anatomischen Bau dieser Gattung überein.

Auf dem Stengelquerschnitt (Taf. IX. Fig. 1) zeigt sich uns ein zuerst völlig unerklärliches Bild. Wir sehen hier die aus sehr vielen starken Stützzellen zusammengesetzten Pfeiler, welche aber nicht longitudinal im Stengel unter der Epidermis verlaufen, sondern, ohne eine regelmäßige Anordnung erkennen zu lassen, den Hohlcylinder des Assimilationsgewebes in einzelne sehr unregelmäßige Kammern teilen. Zwischen ihnen nun ist das chlorophyllführende Gewebe angeordnet. Von der Parenchymscheide aus bis nach der Epidermis spannen sich lange, grüne Zellfäden, welche auf den ersten Blick an das assimilirende Gewebe von *Marchantia* erinnern. Jeder einzelne dieser Zellfäden kann bis zu neun Zellen enthalten. Mit dem nächsten Zellfaden hängt ein solcher nie zusammen, sondern ist von ihm durch kleinere oder größere Entfernungen getrennt. Die richtige Erklärung für diese Bilder finden wir auch hier durch verschiedene Längsschnitte (Taf. IX. Fig. 2 u. 3). Wir haben auch wieder ein in getrennten Platten auftretendes Assimilationsgewebe, aber in ganz anderer Orientierung als vorhin, da die Platten nicht horizontal, sondern vertikal — oder longitudinal zur Stammachse — angeordnet sind. Eine solche Platte setzt sich auch nicht nur aus 2—3 Zelllagen, welche übereinander liegen, zusammen, sondern hier können bis zu neun Lagen auftreten, wodurch es auch zu erklären ist, dass der Querschnitt ein so merkwürdiges Bild darbietet. Die Stützzellen dienen hier nicht nur einem mechanischen Princip, sie sind nicht nur Stützzellen, sondern auch Schutzzellen, welche den Zweck haben — wie wir gleich sehen werden — das zarte Gewebe der chlorophyllführenden Zellen vor dem Austrocknen zu schützen.

Doch bevor ich auf diese Verhältnisse zu sprechen komme, habe ich noch ein interessantes Vorkommen zu erwähnen, das sich bei einigen Arten der Gattung *Anarthria* R. Br. findet, am deutlichsten ausgeprägt im Blatt der schon mehrfach erwähnten *Anarthria polyphylla* Nees. Auf dem Querschnitt dieses stielrunden Blattes zeigen sich die chlorophyllführenden Partien — wie oben angeführt — in regelmäßiger Abwechslung mit den subepidermalen Rippen (Taf. VII. Fig. 5). Doch war es anfangs unmöglich, über die unbestimmten Formen der grünen Zellen selbst ins Klare zu kommen. Erst nachdem dünne Schnitte in Kalilauge gequollen, dann unter dem

Deckgläschen zerdrückt und die Membranen der hierdurch von einander gelösten grünen Zellen durch Zusetzen von Essigsäure wieder scharf und deutlich sichtbar gemacht worden waren, gelang es, zu ermitteln, was diese merkwürdigen Bilder zu bedeuten hatten. Wir haben hier keine Palissaden, sondern longitudinal im Stengel verlaufende Zellreihen oder Zellfäden von einer eigenthümlichen Beschaffenheit. Sie stehen in gewisser Beziehung den bekannten chlorophyllführenden Zellen von *Pinus* nahe, doch könnte man vielleicht behaupten, dass wir hier die Durchbildung des bei *Pinus* nur angedeuteten Princips haben. Solche freigelegte, mit Kalilauge und Essigsäure behandelte Querschnitte der grünen Zellen bestehen nämlich aus einem centralen Cylinder, von welchem nach allen Seiten hin unregelmäßig geformte, papillenartige Ausstülpungen ausgehen (Taf. VII. Fig. 8). In dem centralen Cylinder selbst ist durchaus kein Chlorophyll enthalten; meist fand ich denselben mit einer gelbbraunen Masse erfüllt, manchmal jedoch enthielt er auch keinerlei gefärbte Inhaltsstoffe. Die Papillen jedoch enthalten alle in großen Mengen Chlorophyllkörner. Flächenansichten (Taf. VII. Fig. 7) solcher Zellen kann man sehr leicht erhalten, indem man tangentiale oder radiale Längsschnitte anfertigt. Man sieht dann lange Zellfäden — von der Länge des angefertigten Längsschnittes —, wobei jedoch der centrale Cylinder durch die reichliches Chlorophyll führenden papillösen Ausstülpungen völlig überdeckt und unsichtbar ist. Nach Aufhellen mit Kalilauge kann man die Querwände der einzelnen Zellen erkennen und man sieht, dass diese scheinbar ununterbrochenen langen Zellfäden auch wirklich aus einzelnen Zellen bestehen, welche ungefähr doppelt bis dreimal so lang als breit sind. Es gelingt nicht leicht, einzelne Zellen aus ihrem Verbande zu lösen, denn es setzt sich immer Zelle an Zelle ununterbrochen an, ohne dass ich einmal hätte bemerken können, dass sich ein solcher Zellfaden in seinem Verlauf geteilt hätte oder dass ich das Ende eines solchen hätte bemerken können. Ob und bis zu welchem Punkte diese eigenartigen Zellen die Leitung der Assimilationsprodukte übernehmen, kann ich nicht angeben, da ich trotz langer Untersuchung nichts habe finden können, was mir den geringsten Anhaltspunkt hierfür gegeben hätte. Das eine jedoch ist gewiss, dass diese Pflanzen — wenigstens bei geeigneter Ableitung der Assimilationsprodukte — eine ungemein große Assimilationsenergie werden entwickeln können, denn wir haben hier bei verhältnismäßig geringen Ansprüchen an Raum ungemein große Flächen, an welche sich die Chlorophyllkörner anlehnen können, und vor allem ungehinderte Luftzufuhr. Wir sehen nämlich, dass die einzelnen Zellfäden ziemlich locker neben einander liegen, dass also Lücken zwischen den einzelnen aneinander grenzenden Papillen genug da sind, durch welche die atmosphärische Luft ohne jeden Widerstand dringen kann.

Außer im Blatt von *Anarthria polyphylla* Nees finden wir diese Ausbildung des Assimilationsgewebes im Stengel und Blatt von *Anarthria gracilis* R. Br. und vielleicht auch von *Anarthria prolifera* R. Br., doch weiß ich dies von der letzteren nicht ganz sicher, da mein Material von dieser Pflanze zur anatomischen Untersuchung fast unbrauchbar war.

b. Die Schutzvorrichtungen für das assimilierende Gewebe.

Bei den meisten *Restiaceae* finden wir zum Schutze des Assimilationsgewebes eine und dieselbe Vorrichtung. Diese ist zwar schon von Pfitzer (l. c. p. 375 ff.) genau beschrieben worden, ich sehe mich jedoch des Zusammenhangs wegen genötigt, hier — wenigstens mit kurzen Worten — nochmals eine Beschreibung derselben zu geben, muss aber in Bezug auf das Nähere auf die genaueren Ausführungen und besonders die Abbildungen (l. c. tab. XXXVII, Fig. 7, 8, 9, 10) Pfitzer's verweisen. Ich habe noch charakteristischere Pflanzen gefunden, bei welchen sich diese auffallende Bildung im assimilierenden Gewebe noch viel deutlicher zeigt und deshalb leichter erörtert werden kann, z. B. *Dovea mucronata* Kth., als bei *Elegia nuda* Kth., welche Pfitzer für seine Ausführungen gewählt hat, aber auch diese ist charakteristisch genug, um über jede Einzelheit Klarheit erlangen zu können.

Unter den Spaltöffnungen finden wir die fast bis zur Parenchymscheide ins Assimilationsgewebe hineinreichenden Atemhöhlen. Diese nun sind ausgekleidet mit weißglänzenden, chlorophylllosen, ziemlich starkwandigen, gegen die Atemhöhle zu schwach cuticularisierten Zellen, welche mit der Assimilation selbst absolut nichts zu thun haben können (vergl. auch Taf. VII. Fig. 3*c* und 12*d*). Pfitzer hat ihnen den Namen »Schutzzellen« gegeben, da sie, wie wir gleich sehen werden, die Aufgabe haben, das zarte, chlorophyllführende Gewebe gegen äußere Einflüsse zu schützen. Wenn wir einen feinen Stengelquerschnitt haben, welcher eine solche Atemhöhle median getroffen hat, so begreifen wir nicht, wie die Luft aus dieser von starkwandigen Zellen umgebenen Atemhöhle zu dem chlorophyllführenden Gewebe gelangen kann. Haben wir jedoch einen Querschnitt, der die Atemhöhle selbst nicht getroffen hat, aber ganz nahe einer solchen vorbeiführt, so dass wir also eine Seitenansicht derselben bekommen, so sehen wir sogleich, dass fast zwischen allen diesen glänzenden, weißen Zellen Intercellularen sich finden, aber nur in ihrem untersten Teil, schon in der Nähe der Parenchymscheide. Am klarsten wird die ganze Sache dadurch, dass man successive Flächenschnitte durch den Stengel anfertigt. Dann sieht man zuerst bei den Schnitten, welche dicht unter der Epidermis geführt worden sind, die großen, quergeschnittenen, rundlichen Atemhöhlen, allseitig umgeben von einem Kranz von starkwandigen weißen Zellen. Betrachtet man jedoch die Schnitte, welche

weiter einwärts im Stengel die Atemhöhlen getroffen haben, so bemerkt man sogleich, dass dieselben hier nicht mehr allseitig von Schutzzellen umgeben sind, sondern dass Lücken freibleiben zwischen den einzelnen Zellen, manchmal nur eine, manchmal aber auch fast zwischen allen umschließenden Zellen, kurz dass wir also hier durch diejenige Gegend der Atemhöhle geschnitten haben, wo die Lücken resp. Intercellularen zwischen den Schutzzellen auftreten.

Hier tritt dann die atmosphärische Luft, welche durch die Spaltöffnungen in die tiefen Atemhöhlen eingedrungen ist, in das chlorophyllführende Gewebe aus und durchströmt zuerst die Gürtelkanäle und von diesen aus auch die Längskanäle. Pfitzer glaubt, dass nur die innere Schicht der Palissaden Gürtelkanäle besitze, während die äußere immer nur Längskanäle führe. In einzelnen Fällen ist dies auch richtig, aber die weitaus meisten Arten der *Restiaceae* führen sowohl Längs- wie Gürtelkanäle in beiden resp. in allen Schichten ihrer Palissaden (z. B. Taf. VII. Fig. 3). Zuweilen kommt es vor, dass diese Schutzzellen nicht blind innen im grünen Gewebe endigen, sondern bis zur Parenchymscheide hindurch reichen; wir haben dann nicht nur Schutzzellen, sondern auch Stützzellen, d. h. sie haben jetzt zwei Functionen, da noch eine mechanische hinzugekommen ist. Sehr schön ist dieser Fall zu beobachten z. B. bei *Elegia ebracteata* Kth., aber auch noch bei vielen anderen Arten.

Ich kann mich weiter beschränken auf die Anführung der Resultate, welche Pfitzer (l. c. pag. 578 ff.) nach seinen entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen an lebendem Material, welches mir leider nicht zu Gebote stand, gewonnen hat. Nach ihm sind diese Schutzzellen den Palissaden, von denen sie in der Anlage nicht zu trennen sind, gleich zu stellen. Sie haben, wie dann weiter ausgeführt wird, die Aufgabe, das zarte chlorophyllführende Gewebe vor der Gefahr der allzu raschen Verdunstung zu schützen, der größten Gefahr, welcher die Xerophyten ausgesetzt sind. In den tiefen Atemhöhlen sättigt sich die eingedrungene atmosphärische Luft allmählich mit den Wasserdämpfen, welche ihnen von den starkwandigen, chlorophylllosen Zellen zugeführt werden.

Meiner Ansicht nach ist auch der Umstand sehr zu berücksichtigen, dass durch diese dickwandigen, starken Zellen eine Festigung des zarten Assimilationsparenchyms erreicht wird, welche sie von Turgorschwankungen mehr oder weniger unabhängig macht, und welche verhindert, dass eine Verkleinerung oder Zerstörung der Atemhöhlen eintritt. —

Für die Ansicht Pfitzer's spricht auch der Umstand, dass mit ganz verschwindenden Ausnahmen bei dieser Familie die Schutzzellen nur dann fehlen, wenn in anderer Weise ausreichend dafür Sorge getragen ist, dass der Luftzutritt nur ganz allmählich erfolgen kann.

Bei vielen Arten, sogar ganzen Gattungen, finden wir sehr interessante Abänderungen dieses Schutzzellensystems, durch welche aber genau dasselbe erreicht wird, wie durch den oben beschriebenen Typus. Zunächst sehen wir hauptsächlich bei der Gattung *Hypodiscus* Nees, *H. Willdenowia* Mast., *striatus* Mast. etc. die ganze Stelle, an welcher wir analog den übrigen *Restiaceae* die tief ins Assimilationsgewebe hineingreifenden Atemhöhlen erwarten, ausgefüllt mit denselben starkwandigen Schutzzellen, welche man sonst immer nur als Auskleidung der Atemhöhle betrachtete. Diese Schutzzellen stehen dicht neben einander in ebenderselben Anordnung und Höhe wie die Palissaden und lassen nur mehr oder weniger große Intercellularen zwischen einander frei (»Längskanäle«), durch welche die atmosphärische Luft hindurch muss, um zum Assimilationsparenchym zu gelangen. Bei dem Passieren dieser widerstandsfähigen, wasserreichen Zellen kann sich die atmosphärische Luft, welche ja hier auch nur allmählich zuströmen kann, mit Wasserdämpfen sättigen, so dass sie ihre austrocknende und dadurch schädigende Wirkung auf die grünen Zellen verliert. Gerade bei diesen Formen finden wir auch — durch dieses eigenartige Schutzzellensystem bedingt — eine abweichende Ausbildung des Palissadengewebes. Wir haben schon gesehen, dass wir bei den *Restiaceae* fast immer zwei ungefähr gleichhohe, chlorophyllführende Zellschichten haben, wobei die äußere Schicht aus dicht stehenden, regelmäßigen Palissaden besteht, während die innere Schicht manchmal schon mehr an Schwammparenchym erinnert. Hier aber ist das Verhältnis gerade umgekehrt. Durch die mächtige Entwicklung der Schutzzellen, welche genau die Höhe der äußeren Schicht besitzen und hier morphologisch ohne den geringsten Zweifel den Palissaden völlig gleich zu stellen sind, ist das chlorophyllführende Gewebe in der äußeren Lage nur noch durch ganz wenige Palissaden vertreten, während die innere Schicht nur aus dicht- und straffstehenden, typischen Palissaden besteht.

Ganz besonders deutlich ausgebildet finden wir diese Verhältnisse z. B. bei *Hypodiscus Willdenowia* Mast. und *Willdenowia arescens* Kth.

Während wir hier aber doch noch in der äußeren Schicht einige — wenn auch nur wenige — chlorophyllführende Zellen finden, sehen wir bei der schon öfters erwähnten *Anthochortus Ecklonii* Nees (= *Hypolaena tenuis* Mast.) die ganze äußere Schicht zu Schutzzellen umgewandelt (Taf. VIII. Fig. 5 u. 6). Diese Pflanze muss in ganz außerordentlichem Maße geeignet sein, der größten Hitze und Trockenheit erfolgreich Widerstand zu bieten. Hier berührt nämlich an keiner Stelle eine chlorophyllführende Zelle die Epidermis. Wie oben schon gezeigt wurde, sind die vier Flächen des vierkantigen Stengels durch T-förmige Träger auseinander gehalten, deren mechanische Stränge unter der Epidermis verlaufen. Es bleiben also nur die vier Kanten des Stengels übrig, an denen

die Assimilation in Thätigkeit treten kann. Wir finden nun hier ebenfalls zwei Schichten von Zellen übereinander, welche radial gestreckt sind. Immer besteht dabei die äußere Schicht nur aus starkwandigen, chlorophyllosen Zellen, welche palissadenähnlich dicht neben einander liegen (Taf. VIII. Fig. 5) und keinen andern Weg frei lassen für die atmosphärische Luft zu der darunter liegenden zweiten, chlorophyllführenden Zellschicht, als den, welchen wir schon soeben kennen gelernt haben, die längsverlaufenden Intercellularen (Taf. VII. Fig. 11). Die innere Schicht nun besteht aus grünem, zartwandigem Gewebe, welches nach dem oben angeführten Princip in horizontalen Platten angeordnet ist. Bei dieser Pflanze ist also wohl am vollendetsten das Ziel erreicht, nur solche atmosphärische Luft zu den Assimilationszellen zutreten zu lassen, welche sich vorher mit Wasserdämpfen gesättigt hat.

Bei der in vieler Beziehung einzig dastehenden, oben schon besprochenen *Restiacee* von den Chatham-Islands findet sich nun noch eine Bildung, welche wir sonst bei den *Restiaceae* nicht finden. Hier dienen nämlich die Stützzellen zugleich als Schutzzellen, und zwar ist dieses mechanische Gewebe hier sehr stark ausgebildet. Breite vielzellige Zellzüge spannen sich in unregelmäßiger Anordnung — nach allen Richtungen hin mit ihresgleichen in Verbindung — zwischen der Epidermis und der Parenchymscheide resp. dem mechanischen Ring aus, dazwischen verschieden große Kammern freilassend, welche vom chlorophyllführenden Gewebe ausgefüllt sind. Zuerst erscheint es nun sehr befremdend, dass auf Querschnitten die Spaltöffnungen sich nur immer da finden, wo sich unter der Epidermis die Pfeiler der chlorophyllosen Stützzellen hinziehen (Taf. IX, Fig. 1, 2, 3), nie aber dort, wo die Kammern der Assimilationszellen an die Epidermis selbst grenzen. Doch wird man hier nicht zweifelhaft sein, was diese auffallende Gewebeanordnung zu bedeuten hat, wenn man sie in Verbindung bringt mit den vielen soeben besprochenen Einrichtungen, welche alle dasselbe Ziel zu erreichen bestrebt sind, nämlich den plötzlichen Zutritt trockener Luft zu verhindern. Geeignete, d. h. in der richtigen Tiefe geführte Flächenschnitte ergaben auch leicht, dass wir es hier mit einer Vorrichtung zu thun haben, welche in vieler Beziehung mit der vorhin besprochenen, für die *Restiaceae* fast typischen, Schutzzellenanordnung zu vergleichen ist. Auch hier zeigen diese starken Stützzellen etwas unterhalb ihrer Mitte die bekannten Intercellularen (Taf. IX, Fig. 2 *d*, Fig. 3 *d*), durch welche die Luft zu dem oben beschriebenen, in longitudinal verlaufende Platten angeordneten Assimilationsparenchym austreten kann.

F. Epidermis
(Hautsystem).

In verhältnismäßig wenigen Fällen haben wir auf dem Querschnitt des Stengels ungefähr quadratische Form der Epidermiszellen; meist sind dieselben in radialer Richtung bedeutend gestreckt, so dass sie in manchen Fällen drei bis vier mal so hoch als breit erscheinen. In der Flächenansicht dagegen sind die Epidermiszellen meist quadratisch; sind sie dagegen gestreckt, so zeigen sie sich immer nur rechteckig, nie spindelförmig, wobei dann ihr längerer Durchmesser in die Richtung der Stengelachse fällt. Immer sind die Epidermiszellen auch in Längsreihen angeordnet, welche natürlich dann ebenfalls in der Richtung der Achse verlaufen. Eine Folge hiervon ist wieder — wie wir später genauer sehen werden —, dass die Spalten der Stomata immer längs gerichtet sind, so dass man mit einem Querschnitt des Stengels auch quergeschnittene Spaltöffnungen erhält.

Ungemein wechselnd, aber in den Gattungen resp. Gruppen ziemlich gleichbleibend, ist die Größe der Epidermiszellen. Während z. B. bei *Anarthria laevis* R. Br. auf dem Querschnitt diese Zellen ungefähr 16 μ, bei *Hypolaena lateriflora* R. Br. 18 μ hoch sind, finden wir bei *Hypodiscus aristatus* Nees solche von 80 μ, bei *Willdenowia Lucaeana* Kth. 92 μ (Taf. IX, Fig. 4), bei *Lyginia barbata* R. Br. sogar bis zu 100 μ Höhe (Taf. IX, Fig. 5). — Verhältnismäßig sehr große Dicke weist bei den meisten Arten die Außenwand der Epidermiszellen auf. Ich konnte hier bei *Hypodiscus albo-aristatus* Mast. 28 μ, bei *Lyginia barbata* R. Br. sogar 36 μ messen. Sehr schön ließe sich bei dieser Familie der Nachweis führen, dass die für Gase schwer durchdringbare Cuticula die Hauptaufgabe besitzt, die Verdunstung wenn nicht zu verhindern, so doch zu verlangsamen. Bei den Gattungen nämlich, welche feuchtigkeitsliebend sind, welche also einen solchen Schutz nicht bedürfen, oder aber bei solchen Arten, welche besondere Schutzmittel, z. B. einen fest verflochtenen Mantel von Fächerhaaren besitzen, bleibt die Außenwand schwach und ist nur ganz schwach cuticularisiert. So ist z. B. bei der Gattung *Lepyrodia* R. Br., z. B. *L. hermaphrodita* R. Br., welche auf Sumpfboden gedeiht, die Außenwand höchstens 4—5 μ stark und die Cuticula ist so zart, dass man sie nach Zusatz von concentrierter Schwefelsäure nur noch als ganz dünnes Häutchen finden kann. Bei *Leptocarpus* R. Br., wo der Stengel mit einem dichten Flechtwerk von Fächerhaaren bedeckt und dadurch gegen Verdunstung geschützt ist, ist die Außenwand ebenfalls schwach (Taf. VIII. Fig. 1) (*Leptocarpus simplex* Ach. Rich. = 6 μ), und die Cuticula ist wie bei *Lepyrodia* nur als verhältnismäßig dünnes, zartes Häutchen ausgebildet. Dagegen ist es nicht selten, dass bei Arten, welche großer Trockenheit genügen müssen, die Cuticula 6—8 μ stark ist. Eine Cuticularschicht war nirgends nachzuweisen, dagegen ist sehr eigentümlich, dass bei vielen Arten durch die Bildung der Cuticula zwei scharf getrennte Schichten

der Epidermisaußenwand geschaffen worden sind. Dies geht so weit, dass beim Schneiden des trockenen Materiales sehr oft sich die eine Schicht von der andern loslöst und dann die Cuticula als mehr oder weniger breiter Ring den Schnitt umgiebt.

Häufig ist auch eine oberflächliche Streifung der Cuticula zu bemerken, wie z. B. sehr schön bei *Loxocarya pubescens* Benth.; eine Wachsausscheidung war nirgends in dieser Familie nachzuweisen. Die Innenwand der Epidermiszellen ist immer nur schwach. Die Radialwände dagegen weisen die eigentümlichsten Bildungen auf. Sie können völlig gestreckt sein und bleiben dann immer wie die Innenwände schwach und zart. So finden wir sie z. B. bei *Leptocarpus* R. Br. (Taf. VIII. Fig. 1) und noch mehreren anderen. Oder aber sie sind mehr oder weniger stark gewellt, wie dies die allermeisten Arten zeigen. Doch sind dann auch wieder zwei verschiedene Ausbildungen dieser gewellten Wände nachzuweisen. In den selteneren Fällen nämlich können dieselben dünn und unverdickt bleiben, wie dies z. B. bei *Lepyrodia* R. Br. fast durchgehends der Fall ist. Meistens geht jedoch mit der Wellung der Radialwände eine oft ungemein starke Verdickung derselben Hand in Hand (Taf. IX, Fig. 5*h* und 4*a*), wie dies sehr viele Gattungen, besonders schön und typisch aber *Willdenowia* Thbg., *Ceratocaryum* Nees und *Lyginia* R. Br. zeigen. Diese Verdickung der Radialwände kann so weit gehen, dass von den — wie wir vorhin gesehen haben — oft ganz erstaunlich großen Zellen manchmal nur noch ein ganz geringes Lumen für den Saftverkehr übrig bleibt. In den meisten derartigen Fällen jedoch sind die Radialwände in der Nähe der ebenfalls stark verdickten Außenwand am stärksten entwickelt, so dass dort das Lumen überhaupt verschwunden ist, gegen innen dagegen nimmt allmählich der Verdickungsgrad der Radialwände ab und dort, wo dieselben auf die Innenwand stoßen, sind sie nicht mehr dicker als diese selbst, so dass hierdurch an dieser Stelle ein ausgiebiger Säfteverkehr ermöglicht ist. Infolge dieser Abnahme der Verdickung nach innen erhält das Lumen auf dem Querschnitt etwa Trichterform, immer mit der weiteren Öffnung nach innen.

Sehr interessant und gewiss nicht mit großen Schwierigkeiten verbunden wäre eine Untersuchung an lebendem Material, in welcher Weise in diesen großen und deshalb leicht zu beobachtenden Zellen die starke Verdickung der Radialwände zu Stande kommt. Am trockenen Material konnte ich darüber leider zu keinem sichern Ergebnis gelangen, und bloße Ansichten oder Vermutungen hierüber auszusprechen, scheint mir bei der Wichtigkeit einer solchen Frage zwecklos. —

Ich glaube nicht, dass die Abbildung Pfitzer's (l. c. tab. XXXVII, Fig. 14. *Thamnochortus spicigerus* Sieb.), in welcher solche Radialwände dargestellt werden, richtig ist, denn ich habe in keinem einzigen Falle einigermaßen verdickte Radialwände beobachtet, ohne dass dieselben mehr oder weniger

stark gewellt gewesen wären. Die Pfitzer'sche Abbildung dagegen zeigt keine Spur von Wellung, sondern hier bilden die Radialwände starre, gestreckte, ungeheuer verdickte Leisten. —

Nach Westermaier[1]) hat die Wellung der Radialwände in der Epidermis eine hohe Bedeutung für die Festigkeit einer Pflanze, weil dadurch die Verwachsungsfläche der betreffenden Zellen bedeutend vergrößert wird. Denn da nie eine Epidermiszelle in der Mitte, sondern immer nur an ihrer Berührungsfläche von der nächsten abreißt, so wird bei Vergrößerung der Verwachsungsfläche die Zugfestigkeit gesteigert und die betreffende Pflanze im Stande sein, viel größeren Anforderungen zu genügen. — Es ist mir trotz eifrigsten Suchens nicht gelungen, die von Ambronn[2]) beschriebenen und in ihrer Verrichtung erkannten Poren in den Außenwänden auch für die *Restiaceae* nachzuweisen, obgleich man dieselben doch bei diesen gewaltigen Wellungen der Radialwände eigentlich hätte erwarten sollen. —

Ich habe schon oben auf die Bedeutung der subepidermalen Rippen und Strebezellen für die Pflanzen hingewiesen. Sie haben vor allen Dingen die Aufgabe, das Assimilationsgewebe gegen radialen Druck zu schützen, d. h. die Epidermis starr in ihrer Lage zu halten und so das darunter liegende zarte Gewebe vor den Folgen von Turgorschwankungen und dadurch bedingten Zerrungen und Zerreißungen zu bewahren. Auf diesen sichern Schutz ist es auch zurückzuführen, dass man bei mehreren Arten einen so ungemein breiten Ring von Assimilationsgewebe, drei Lagen von langgestreckten Palissaden übereinander, nachweisen kann. Ohne die subepidermalen Rippen hätte der Stengel in diesem Falle viel zu wenig Schutz gegen radialen Druck und vor allen Dingen wäre seine Biegungsfestigkeit nicht groß genug.

Fehlen nun die subepidermalen Rippen, so muss die Epidermis allein mit der nötigen Festigkeit gegen radialen Druck ausgerüstet und somit auch biegungsfest sein. Mit Ausnahme von *Lyginia barbata* R. Br. nun, welche aber keine longitudinal, sondern unregelmäßig verlaufende subepidermale Träger besitzt, haben alle Arten der *Restiaceae* mit subepidermalen Rippen entweder überhaupt eine kleinzellige Epidermis mit unverdickten Radialwänden, oder aber, wenn sie auch eine großzellige Epidermis besitzen, so sind doch die Radialwände mehr oder weniger zartwandig. Die Arten ohne Rippen dagegen (*Thamnochortus* Berg., *Willdenowia* Thbg., *Hypodiscus* Nees, *Ceratocaryum* Nees etc.) zeigen fast durchgehends eine sehr großzellige Epidermis, deren Außen- und Radialwände sich ganz ungemein stark verdickt haben, wobei die letzteren immer ganz enge Wellungen aufweisen. Eine solche Epidermis bildet einen dickwandigen

1) »Über Bau und Function des pflanzlichen Hautgewebesystems«. Pringsheim's Jahrbücher XIV. p. 76.

2) »Über Poren in den Außenwänden von Epidermiszellen«. Pringsheim's Jahrbücher XIV. p. 405 ff.

und starren Hohlcylinder. Dieser mechanischen Eigenschaft der Epidermis der *Restiaceae* ist es auch zuzuschreiben, dass die genaue anatomische Untersuchung überhaupt ermöglicht wurde, denn hierdurch wurde ein wirkliches Pressen des trockenen Materials zur völligen Unmöglichkeit, so dass die Gewebe der Pflanze wie durch eine feste Röhre geschützt sich in den meisten Fällen durchaus intakt erhalten haben.

Wie oben schon kurz erwähnt, wird nur in den allerseltensten Fällen die Epidermis bei den *Restiaceae* die Aufgabe haben können, als wasserleitendes Gewebe für das Assimilationsparenchym zu dienen; denn bei allen den zuletzt besprochenen Arten und Gattungen, deren Epidermiszellen die colossalen Verdickungen der Radialwände aufweisen, ist eine solche Annahme völlig ausgeschlossen. Nur die drei Gattungen *Elegia* L., *Dovea* Kth. und *Lamprocaulos* Mast. könnte man vielleicht von den übrigen in dieser Beziehung trennen. Bei ihnen nämlich allein findet man eine doppelschichtige, durch Fächerung entstandene Epidermis, deren Radialwände durchaus unverdickt und ungewellt sind. Da man hier der Zartheit dieser Wände wegen kaum als Hauptmoment eine mechanische Function der Epidermis wird zuschreiben dürfen, so muss wohl angenommen werden, dass wir es hier mit einem Wassergewebe, d. h. einem den grünen Zellen Wasser zuführenden Gewebe zu thun haben werden. Wenigstens halte ich diese Ansicht für besser begründet, als die Tschirch's (l. c. p. 148), dass eine solche doppelschichtige Epidermis »in Beziehung zu Lichtwirkungen stehen« solle.

Nur vorübergehend will ich hier noch anführen, dass bei fast allen *Restiaceae* in den Epidermiszellen eine braune, beim trocknen Material spröde, durchsichtige Masse enthalten ist, wahrscheinlich die schon von vielen Pflanzen beschriebene gerbstoffähnliche Substanz. Masters (l. c. p. 213) hält diese Masse für Harz, doch kann hiervon, wie die Reactionen bewiesen haben, nicht die Rede sein. Bezüglich des Vorkommens dieses Gerbstoffes kann ich noch hinzufügen, dass er bei den Gattungen *Dovea* Kth., *Elegia* L. und *Lamprocaulos* Mast. nur in der inneren, großzelligen Lage der zweischichtigen Epidermis zu finden ist. Eigentümlich ist auch, dass bei einer von den Arten, welche subepidermale Träger besitzen, *Willdenowia sulcata* Mast., der Gerbstoff fast nur in den Epidermiszellen enthalten ist, welche über den Trägern verlaufen.

Haarbildung kommt bei den *Restiaceae* verhältnismäßig selten vor, aber es lässt sich eine große Verschiedenheit dieser Anhangsgebilde der Epidermis beobachten. Sehr selten nur vertreten sind die einfachen, mehrmals quergeteilten Haare, welche später abfallen. Ihre beiden untersten Zellen sind immer sehr klein und die Wandungen derselben stark cuticularisiert. Solche Haare sind z. B. zu beobachten bei *Loxocarya fasciculata* Benth. Außer diesen finden sich aber auch solche Haare, welche ebenfalls mit Querwänden versehen, aber meist vielfach verzweigt sind. Auch diese

Haare werden von den älter werdenden Pflanzen abgeworfen. Sie besitzen immer zwei stark cuticularisierte, kleine, stark verdickte Stielzellen, oberhalb welcher erst die Verzweigung beginnt, und welche beim Abfallen der Haare zurückbleiben. Die Querwände sind hier immer mit zahlreichen großen Poren versehen. Diese Formen findet man z. B. sehr schön bei *Restio Loxocarya* Nees, *Lepidobolus Preissianus* Nees etc.

Eigentümliche Haare besitzen die Stengel von *Thamnochortus argenteus* Kth. und *Th. fruticosus* Berg. (Taf. VII. Fig. 1). Hier ist der ganze Stengel von einem dichten aber steifhaarigen Filz von Haaren bedeckt. Auf einem Stengelquerschnitt erkennt man nun, dass diese 300—400 μ langen Haare nirgends Querwände aufweisen, dass ihr Lumen also der ganzen Länge nach in Verbindung mit dem der Epidermiszellen steht. Jede einzelne Epidermiszelle ist so zu einem fast bis zum Verschwinden des Lumens überall verdickten Haare ausgezogen, wie wir dies — allerdings ohne dass dabei eine Verdickung eintritt — öfters an Kelch und Blumenkrone, seltener an Blättern beobachten können. Dass aber auch die ganze Epidermis des Stengels eine derartige Umbildung erfahren kann, ist meines Wissens noch nicht beobachtet worden. Es entsteht hierdurch ein Filz von einer sehr großen Festigkeit und Dichtigkeit, so dass ein Abstreifen desselben völlig unmöglich wird. Obwohl diese Haare als Ausstülpungen der Epidermiszellen zu betrachten sind und ihr Lumen mit dem der »typischen« Epidermis im offenen Zusammenhang steht, kann man sie doch kaum als »Safthaare« bezeichnen, da ihre Wand fast bis zum Verschwinden des Lumens verdickt und cuticularisiert ist. Wenn aber ihr Zweck auch nicht der sein sollte, die Transpiration zu verringern, so ließe sich doch gewiss auf sie der Satz Volkens' (l. c. p. 46) anwenden: »Safthaare mögen das Blattinnere vor heftigen Temperaturschwankungen bewahren, wie es Insolation und Ausstrahlung bei glatter Oberfläche nach sich ziehen würden.«

Wieder eine hiervon ganz verschiedene Trichombildung finden wir bei der ganzen Gattung *Leptocarpus* R. Br. und den beiden Formen von Bentham's[1]) »*Euhypolaena*«, *Hypolaena fastigiata* R. Br. und *H. exsulca* R. Br. (Taf. VIII. Fig. 1, 2, 3). Hier haben wir nämlich Sternhaare oder vielleicht besser »Fächerhaare«, welche zwar in ihrer Form von den bei vielen andern Pflanzenfamilien vorkommenden derartigen Haarbildungen nur wenig verschieden sind, aber desto mehr auffallen durch ihre eigentümliche Lagerung. Diese Trichome sind nämlich am Stengel so dicht verflochten, dass sie sich trotz größter Bemühungen nicht einzeln loslösen lassen und einen mehr oder minder fest zusammenhängenden Mantel um den Stengel bilden. Dieser Mantel lässt sich nicht ohne Schwierigkeit vom Stengel lostrennen und

1) Bentham, »Flora Australiensis« VII. p. 238 ff.

erscheint dann makroskopisch als eine harte, spröde, perlmutterartig glänzende, dünne, continuierliche Schale. Dies ist der Grund, weshalb sie zu solchen Täuschungen Veranlassung gab. Denn unter ihr ist die »Außenschicht« zu verstehen, die Pfitzer (l. c. p. 564 ff.) beschreibt und welche seither Aufnahme in sehr vielen Lehrbüchern der Botanik gefunden hat.

Als ich zum ersten Mal Querschnittsbilder von *Leptocarpus tenax* R. Br. (= *Restio diffusus* Spreng., welchen Pfitzer untersuchte) beobachtete, war ich überzeugt von der Richtigkeit der Beobachtungen Pfitzer's. Doch bald bemerkte ich, dass nach Zusatz von Kalilauge in der Epidermisaußenwand eigentümliche, ganz wie die Cuticula braun gefärbte, pfropfenartige Gebilde scharf hervortraten (Taf. VIII. Fig. 1*b*, 2*b*). Ebensoleicht ließ sich feststellen, dass infolge dieses Reagens »Außenschicht« Pfitzer's als deutliche Zellreihe zu erkennen war, da die einzelnen Zellen etwa rosenkranzförmig von einander abgeschnürt erschienen. So kam ich auf die Ansicht, dass dies vielleicht sternartige Trichome sein könnten, ähnlich wie sie *Elaeagnus* zeigt. Aber ich konnte weder makroskopisch noch mit starker Vergrößerung einzelne dieser Trichome erkennen, bis ich anfing, auch die dünnen Blütenstiele zu untersuchen. Da fand ich denn, dass hier die Haare lange nicht so dicht stehen und auch lange nicht in dem Grade mit einander verflochten waren, wie sonst überall am Schaft, und dass man hier die einzelnen Haare wie Schüppchen schon makroskopisch erkennen konnte. Dieselben decken sich dachziegelförmig und zwar so, dass immer die unteren über die oberen übergreifen. Nach einigen Versuchen gelang es mir auch, einzelne dieser Haargebilde loszulösen und sie unter das Mikroskop zu bringen. Hier zeigte es sich denn nun deutlich, dass dies wirklich Trichombildungen waren, welche aber nicht sternförmig, etwa concentrisch, sondern einseitig, fächerartig ausgebildet sind (Taf. VIII. Fig. 2). Das, was sich beim Querschnitt des Stengels als cuticularisierter Pfropf gezeigt hatte, war nichts anderes, als die Stielzelle des Trichoms, welche immer am Rande des etwa herzförmigen oder fächerförmigen Trichoms liegt, wobei dann die Stielzelle der Fächerachse entsprechen würde. Diese Stielzelle ist völlig cuticularisiert, während die Zellen des Trichoms nur eine ungemein zarte, kaum erkennbare Cuticula besitzen und bis zum völligen Verschwinden des Lumens verdickt sind. Bei Zusatz von Chlorzinkjod färbt sich auch das ganze Trichom schön blau, ganz wie dies Pfitzer von seiner »Außenschicht« beschreibt. Es lassen sich jetzt leicht hiernach alle Bilder erklären, welche Pfitzer so abnorm und unerklärlich erschienen.

Es ist übrigens durchaus nicht auffallend, dass dieses Versehen vorkommen konnte, da, wie ich schon oben angeführt habe, mit Schnitten in den unteren Teilen des Stengels kaum von vornherein auf die Wirklichkeit geschlossen werden kann. Auch war das Material, welches Pfitzer bei seinen Untersuchungen zu Gebote stand, das denkbar schlechteste, da es

aus einem einzigen brüchigen und schlecht getrockneten Exemplar bestand. — Gewiss hat Tschirch nach Pfitzer dieselbe Untersuchung angestellt, wie daraus hervorgeht, dass er (l. c. pag. 227) noch eine neue Art dem *Restio diffusus* Spreng. Pfitzer's an die Seite stellt, den *Restio microstachyus* R. Br. Nun zeigt sich aber nach Masters, dass diese beiden Formen identisch und zu *Leptocarpus* (*Leptocarpus tenax* R. Br.) zu ziehen sind, was auch durch die Anatomie bewiesen wird. Tschirch hat also genau dieselbe Pflanze wie Pfitzer untersucht, ohne dass er den Irrtum desselben bemerkt hätte, obgleich ihm das ausgezeichnete Material des Berliner botanischen Museums zur Verfügung stand. — Dass die breiten, den ganzen Stengel mantelartig umgebenden, fest verflochtenen Trichome befähigt sind, die Verdunstung bis zu einem gewissen Grade zu verlangsamen, ist gewiss ohne weiteres einleuchtend; ich kann mich also beschränken, darauf hinzuweisen, dass dieselben in dieser Hinsicht genau denselben Erfolg haben werden, wie dies Pfitzer von seiner »Außenschicht« annahm.

Zu den Haarbildungen zu rechnen sind dann noch die öfters vorkommenden, mehr oder weniger geringfügigen Ausstülpungen der Epidermis, welche ja auch in manchen Fällen ein haarartiges Aussehen annehmen können. — Oft ist jede Zelle der Epidermis in solche Höcker oder Hörner ausgezogen, wodurch dann dieselbe ein welliges, sammetartiges Aussehen erhält, ganz analog den Blumenblättern vieler Pflanzen, z. B. *Viola*. Sehr schön und charakteristisch zeigt diese Ausbildeng der Epidermis *Lamprocaulos* Mast., z. B. *L. Neesii* Mast. (Taf. VII. Fig. 12). Hier lässt sich auch deutlich nachweisen, dass die Fächerung und Ausstülpung der Epidermis erst nach Bildung der Spaltöffnungen erfolgt ist, denn diese liegen sämtlich in der Höhe der inneren Schicht der Epidermiszellen, während die äußere Schicht, hornartig ausgezogen, die Spaltöffnungen umgiebt. Ähnlich ist der Fall bei *Anarthria polyphylla* Nees, wo die in der Nähe der Spaltöffnungen liegenden Epidermiszellen des Blattes hornartig ausgezogen sind und sich über die in nur sehr seichten Längsrillen liegenden Spaltöffnungen neigen, wodurch dann ähnlich wie bei tief eingesenkten Spaltöffnungen ein windstiller Raum über denselben geschaffen wird.

Nach der eingehaltenen Reihenfolge meiner Betrachtungen habe ich nun noch hier die Spaltöffnungen anzuführen, welche gerade bei den *Restiaceae* die weitgehendsten Verschiedenheiten in Bezug auf Größe, Form und Anordnung aufweisen.

In den allermeisten Fällen besitzen die Schließzellen deutliche äußere und innere, oft weit vorspringende, völlig cuticularisierte Leisten. Es kommt vor, dass diese Leisten sehr mächtig sich entwickeln, z. B. bei *Thamnochortus elongatus* Mast., wo dieselben papageienschnabelartig ein wenig über die Epidermis vorgestreckt erscheinen. Andererseits aber konnten manchmal überhaupt keine Leisten nachgewiesen werden, z. B. bei

Anarthria polyphylla Nees; doch ist hierin sicher eine Rückbildung zu sehen, denn es ist nicht möglich, dass diese Spaltöffnungen jemals functionsfähig waren, weil einmal überhaupt kein chlorophyllführendes Gewebe hier im Stengel vorhanden ist, und weil auch das Lumen der Schließzellen nur ein ungemein kleines, punktförmiges ist.

Fast immer sind deutlich die beiden Merkmale für functionsfähige Spaltöffnungen zu bemerken, welche Schwendener[1]) als für die Mechanik derselben absolut notwendig festgestellt hat, einmal das Hautgelenk, eine gerade bei den starken Außenwänden sehr charakteristische Verdünnung derselben »rechts und links« von den Schließzellen (Taf. IX. Fig. 4 etc.), und zweitens die stets sehr deutliche Zartwandigkeit der Rückenseite der Schließzellen. Stets besitzen die Spaltöffnungen der *Restiaceae* Nebenzellen. Immer sind zwei vorhanden, welche zu beiden Seiten der Schließzellen liegen. Sehr selten findet man aber auch auf jeder Seite der Schließzellen zwei Nebenzellen, wie wir weiter unten bei *Restio nitens* Nees sehen werden (Taf. VIII. Fig. 7). Nicht so häufig als in dieser Art der Lagerung finden sich die Nebenzellen »ober- und unterhalb« der Schließzellen; es kann dann auch vorkommen, dass nur auf einer Seite, also entweder der Ober- oder der Unterseite eine Nebenzelle ausgebildet ist. Sehr schön werden wir dies später bei *Lyginia barbata* R. Br. erkennen (Taf. IX. Fig. 6 *i*).

Diese Nebenzellen besitzen fast immer ungefähr gleiche Höhe auf dem Querschnitt wie die Schließzellen. Charakteristisch für die *Restiaceae* ist fast stets der ungemein auffallende Höhenunterschied der Epidermiszellen gegenüber den Schließzellen und Nebenzellen. Bei *Hypodiscus Willdenowia* Mast. beträgt die Höhe der Schließzellen nur $^1/_2$ der Höhe der übrigen Epidermiszellen, bei *Hypodiscus albo-aristatus* Mast. $^1/_3$, bei *Willdenowia teres* Thbg. $^1/_4$. Als extremste Fälle möchte ich jedoch *Hypodiscus aristatus* Nees und *Willdenowia Lucaeana* Kth. (Taf. IX. Fig. 4) anführen, wo dieses Verhältnis zwischen $^1/_5$ und $^1/_6$ beträgt. Es erreichen hier allerdings die Epidermiszellen auch sehr bedeutende Höhen, wie wir schon gesehen haben: die Höhe der Epidermiszellen der letzteren Art beträgt nämlich 92 μ, die der Schließzellen 16 μ.

Gerade deshalb, weil die Nebenzellen der Schließzellen hinsichtlich ihrer Größenverhältnisse sich so scharf von den übrigen Epidermiszellen abheben und als zu der Spaltöffnung gehörig erweisen, kann angenommen werden, dass sie in ähnlicher Weise functionieren wie die Nebenzellen der *Cyperaceae*.

Meistens liegen die Spaltöffnungen der *Restiaceae* in der Höhe der Cuticula. Sehr selten nur ragen die Schließzellen über dieselbe hinaus, wie z. B. bei *Thamnochortus argenteus* Kth. (Taf. VII. Fig. 1), wo der ganze Stengel mit einem dichten Haarfilz überzogen erscheint. — Dieses Vorkommen steht in Übereinstimmung mit der Beobachtung, dass sehr viele

1) »Bau und Mechanik der Spaltöffnungen«. Monatsber. d. Akad. d. Wissensch. 1884.

Pflanzen mit dichtfilziger Behaarung Spaltöffnungen mit vorgeschobenen Schließzellen besitzen. Ebenso hat man aber auch gefunden, dass Pflanzen, welche stets in einer feuchten Atmosphäre vegetieren, z. B. viele Farne, ebenfalls solche vorgeschobene Schließzellen aufweisen, ohne dass sich bei ihnen Trichombildung findet. Diese beiden Thatsachen lassen sich in Einklang bringen durch die Annahme, dass auch bei dichtbehaarten Pflanzen immer eine einigermaßen wasserdampfgesättigte Luft sich über den Spaltöffnungen erhalten wird. Die Schließzellen aber werden deshalb, weil sie vorgeschoben sind, viel leichter functionieren können, da sie auf diese Weise in weit geringerem Maße dem Gegendruck der Epidermiszellen ausgesetzt sind. Auffallend ist bei dieser Annahme immer der Umstand, dass *Thamnochortus argenteus* Kth. durchaus xerophil gebaut ist und die typischen Schutzzellen (Taf. VII. Fig. 1*a*) der *Restiaceae* aufweist.

Eine sehr auffallende Epidermisbildung zeigt eine Abteilung Arten der Gattung *Hypolaena* R.Br. (Taf. VII. Fig. 2 u. 3). Bei allen diesen ist die Epidermis im allgemeinen kleinzellig, die einzelnen Zellen etwa tafelförmig, jedenfalls nie radial gestreckt. Aber immer an den Stellen, an welchen sich eine Spaltöffnung findet, sind die Epidermiszellen hügelartig nach außen vorgewölbt, was dadurch zu Stande kommt, dass hier die Zellen sich sehr stark strecken und oft das drei- bis vierfache ihrer sonstigen Länge erreichen. In der Mitte nun dieser nach außen vorgewölbten Zellen liegt die Spaltöffnung, selbst durchaus nicht vorgeschoben, sondern in der Ebene der Hügelkuppe liegend. Dabei zeigen auch diese Arten die bei den *Restiaceae* gewöhnlichen Schutzzellen und sind echte Xerophyten. Vielleicht beruht die Bedeutung dieser »Hügelbildungen« darin, dass hierdurch große Atemhöhlen geschaffen werden, welche im Stande sind, nicht unbedeutende Mengen atmosphärischer Luft aufzunehmen und dann an die Palissaden abzugeben, wenn die Schließzellen infolge äußerer Umstände sich geschlossen haben.

Sehr häufig vertreten finden wir bei den *Restiaceae* eingesenkte Spaltöffnungen und zwar in allen nur möglichen Tiefen der Einsenkung. Um die wirklich erstaunliche Mannigfaltigkeit nachzuweisen, werde ich an der Hand der Aufzählungen Tschirch's (l. c. p. 223 ff.) dieselben wiederzugeben versuchen. Tschirch hat nämlich sämtliche aus dem ganzen Pflanzenreiche ihm bekannten Lagerungsverhältnisse der Spaltöffnungen nach 21 Typen geordnet zusammengestellt, und wir werden sehen, dass nur sehr wenige derselben in dieser einzigen Familie nicht vertreten sind. Doch bevor ich hierauf eingehe, möchte ich noch einige der Formen, welche sich in diese Aufzählung nicht einfügen lassen oder aber infolge allzu langer Beschreibungen die Übersicht stören würden, jetzt gleich vorwegnehmen.

Zunächst ist hier *Restio leptocarpoides* Benth. zu erwähnen (Taf. VII. Fig. 4). Auf einem Stengelquerschnitt sieht man eine continuierliche Abwechslung zwischen sehr großlumigen (44 μ) und sehr kleinlumigen (16 μ) Epidermis-

zellen und zwar in der Weise, dass immer auf eine der großen Zellen eine oder zwei kleine und dann wieder eine große folgt. Es ist auch leicht nachzuweisen, dass nur von den kleinen Zellen Spaltöffnungen gebildet worden sind. Auf dem Flächenschnitt zeigt es sich dann, dass uns hier eine sehr schöne, durch die regelmäßige Abwechslung der großen und kleinen Zellen charakteristische Rillenbildung vorliegt, indem nämlich die großen sowohl wie die kleinen Zellen in longitudinalen Reihen liegen.

Weiter wäre hier anzuführen *Restio nitens* Nees (Taf. VIII. Fig. 7). Hier glaubt man, die Atemhöhle wäre von Schutzzellen umgeben ganz in der Art, wie sie vorhin schon beschrieben wurden. Bei genauerer Untersuchung findet man dagegen, dass die Atemhöhle unten — d. h. nach innen zu — nicht durch starkwandige Schutzzellen abgeschlossen ist, und dass die hier eine Art Röhre bildenden Schutzzellen keine seitlichen Intercellularen zeigen. Endlich ist nachzuweisen, dass keine Querwände vorhanden sind zwischen diesen Schutzzellen und den Epidermiszellen, d. h. dass sie in Wirklichkeit nichts anderes sind, als nach innen gerichtete Ausstülpungen der die Nebenzellen der Spaltöffnung umgebenden Epidermiszellen, welche also auf diese Weise auch zur Spaltöffnung gehören und als Nebenzellen angesprochen werden müssen. Sie haben gewiss genau dieselbe Function wie die typischen Schutzzellen, nämlich den plötzlichen Zutritt trockener Luft zu verhindern, bis dieselbe sich einigermaßen mit Wasserdampf gesättigt hat. Ganz ähnlich wie *Restio nitens* Nees verhält sich auch *Lepidobolus Preissianus* Nees.

Eine der auffallendsten Epidermisbildungen weist *Lyginia barbata* R. Br. auf (Taf. IX. Fig. 5, 6). Auf einem Stengelquerschnitt erhalten wir folgendes Bild: die Epidermiszellen haben eine ungemein wechselnde Höhe in scheinbar unregelmäßiger Anordnung, sodass wir auf demselben Schnitte Epidermiszellen von 48 μ und solche bis zu 100 μ Höhe messen können. Die Außenwände sind ungemein stark verdickt, ebenso die Radialwände, welche dazu noch bedeutende Wellungen aufweisen. Sehr merkwürdig ist es jedoch, dass es nie gelingen will, auf einem solchen Querschnitt scharfe Bilder von den beiden Schließzellen zu bekommen, und dass stets über den Spaltöffnungen ein »kröncheuartiges Gebilde« zu bemerken ist, über dessen Anheftungsstelle und Function nichts sicheres zu beobachten ist. Erklärung hierfür geben uns radiale und tangentiale Längsschnitte. Auf einem Radialschnitt wird uns vor allem klar, dass die Epidermiszellen nicht rechtwinkelig zur Längsachse des Stengels stehen, dass also die Radialwände nicht senkrecht zur Außenwand, sondern in einem mehr oder weniger spitzen Winkel orientiert sind. Ferner sehen wir, dass die Ab- und Zunahme in der Höhe der Epidermiszellen ganz regelmäßig erfolgt. Von einer Stelle an nimmt Zelle auf Zelle an Länge zu bis zu einer bestimmten größten Höhe (100 μ). Auf diese größte Zelle folgt dann sofort eine andere,

weit kleinere (48 μ), von welcher aus dann wieder eine stetige Zunahme erfolgt. Die größte und die kleinste Zelle nun sind innen verbunden durch die infolge dessen schief stehende Spaltöffnung. Das Übrige wird durch die Figur am besten erklärt. Die Spaltöffnungen sind also tief eingesenkt. Entsprechend der Orientierung der Epidermiszellen ist die äußere Atemhöhle ebenfalls schief gestellt. Sie öffnet sich nach außen nur durch eine enge schmale Spalte. Die Spaltöffnung steht schief zur Außenwand des Stengels, der Winkel beträgt etwa 45°. Oberhalb der Spaltöffnung sitzt das »kröncheuartige Gebilde« auf, ein fast völlig cuticularisierter Membranwulst, dessen Bedeutung mir unerklärlich ist. An eine Abschlussvorrichtung ist deshalb nicht zu denken, weil die Größe dieses »Krönchens« viel zu unbedeutend ist, als dass irgend ein solcher Zweck dadurch erreicht werden könnte. Auch ist die Eingangsöffnung zur äußeren Atemhöhle so eng und die Spaltöffnung so tief eingesenkt, dass kaum noch solche Vorrichtungen nötig erscheinen. Diesem Umstande ist es ja auch gewiss zuzuschreiben, dass Schutzzellen im grünen Gewebe hier fehlen. Es trifft also hier genau das Gegenteil ein von der Bildung, wie wir sie bei der Restiacee von den Chatham Islands beobachteten (vergl. Taf. IX. Fig. 1, 2, 3). Bei beiden Arten finden wir unregelmäßig unter der Epidermis verlaufende breite Zellzüge von Stützzellen. Aber während bei *Lyginia barbata* R. Br. die Spaltöffnungen nur über den Kammern von Assimilationsgewebe liegen, also die Atemhöhlen direct ins grüne Gewebe münden, so finden sich bei der anderen Art die Spaltöffnungen nur über den Zellzügen der Stützzellen, so dass die atmosphärische Luft erst durch die Intercellularen der Atemhöhle zum Assimilationsparenchym gelangen kann.

Über *Lyginia barbata* habe ich noch eine Beobachtung anzuführen, welche aufzuklären mir nicht gelungen ist. Bald nachdem ich auf diese »Krönchen« aufmerksam geworden war, bemerkte ich, dass nicht das gesamte Material, welches im Berliner botanischen Museum unter diesem Namen lag, diese »Krönchen« enthielt. Auch zeichneten sich alle die Exemplare, welchen die »Krönchen« fehlten, dadurch aus, dass ihr ganzes Gewebe viel kleinzelliger, starkwandiger, scheinbar gedrungener war. Zuerst glaubte ich natürlich, dass zwei verschiedene Arten hier vorlägen. Doch ich überzeugte mich selbst durch die Untersuchung, dass morphologische Unterschiede sich absolut nicht finden ließen, auch erklärt Masters, der Monograph der *Restiaceae,* alle vorliegenden Exemplare (Preiss n. 1699, 1700, 1701) für identisch, und endlich hat Nees handschriftlich dieselben als eine Art bezeichnet. An eine Anpassungserscheinung bei den Exemplaren mit »Krönchen« ist auch nicht zu denken, wie sich leicht ergiebt, wenn man die Anmerkungen sämtlicher Exemplare miteinander vergleicht. Diese lauten nämlich:

1. Preiss n. 1699; 5. October 1840: solo subturfoso-arenoso inter frutices planitiei prope oppidulum Albany (Plantagenet), Neu-Holland.

2. Preiss n. 1701; 23. November 1839: in arenosis apertis silvae haud longe a praedio rustico Bassandren.

3. Preiss n. 1700 (a); 12. Januar 1839: in arenosis silvae caeduae prope oppidulum Freemantle.

4. Preiss n. 1700 (b); 22. März 1839: in arenosis silvae prope oppidulum Perth.

Diese Angaben sind aufgezählt in der Reihenfolge der Jahreszeiten, in denen die Exemplare gesammelt wurden. Sämtliche Standorte sind zu suchen in der Südwestecke von Australien.

Nun hat es sich herausgestellt, dass nur die Exemplare, welche Preiss im October bei Albany sammelte, die »Krönchen« enthalten, alle übrigen aber durchaus nichts derartiges aufweisen. Der Monat October ist aber im südwestlichen Australien einem unserer Frühlingsmonate zu vergleichen, während December bis März die heißesten Sommermonate ausmachen. Die Annahme einer Anpassungserscheinung muss also schon aus diesem Grunde wegfallen. Es wäre ja auch auf keine Weise zu erklären, wie ein fast völlig cuticularisierter Membranwulst aus diesen tiefen Vorhöfen verschwinden könnte. Eine Erklärung hierfür zu geben ist mir nicht gelungen; ich glaube auch nicht, dass es von Wert wäre, wenn hier bloße Vermutungen und Ansichten geäußert würden.

Ich habe mich endlich noch gegen eine Äußerung Haberlandt's zu wenden. Dieser sagt an einer Stelle (l. c. pag. 312): »Über subepidermalen Rippen, Bastringen, Collenchymsträngen etc. werden keine Spaltöffnungen ausgebildet.« Bei mehreren Arten der *Restiaceae* jedoch, welche subepidermale Rippen besitzen, besonders deutlich bei *Hypodiscus Willdenowia* Mast. sind die Spaltöffnungen völlig gleichmäßig über die Epidermis verbreitet, so dass also unzählige Spaltöffnungen über den Rippen liegen, welche allerdings natürlich völlig functionslos sind. Die Schließzellen haben auch völlig ihre Beweglichkeit verloren dadurch, dass ihre Zellwände sich bis zum Schwinden des Lumens verdickt haben. Auf einem Stengelquerschnitt in der Nähe der Blütenregion kann man infolgedessen völlig functionsfähige und durchaus functionslose Spaltöffnungen unterscheiden, aber sehr oft findet man an den Rändern der Rippen auch solche, von denen man nicht ohne weiteres entscheiden kann, ob sie zum Öffnen und Schließen noch tauglich sind, da bei ihnen schon mehr oder weniger starke Verdickungen eingetreten sind.

Es lassen sich hier zwei Annahmen machen, einmal, dass diese Spaltöffnungen überhaupt nie functionsfähig waren und also durchaus zwecklos gebildet wurden, oder aber, dass sie wenigstens kurze Zeit der Pflanze von Nutzen waren, nämlich in den frühsten Entwicklungsstadien, und erst infolge der nachträglichen Ausbildung der Rippen ihre Function eingebüßt haben. Für die letztere Annahme sprechen einigermaßen die Spaltöffnungen, welche an den Stellen liegen, wo die Rippen auf die Epidermis stoßen. Hier kann man nämlich bemerken, dass die Schutzzellen der

Spaltöffnungen noch völlig normal ausgebildet worden sind, aber nachträglich infolge der starken Entwicklung und Verbreiterung der Rippen so sehr zur Seite geschoben wurden, dass sie mit der Epidermis oft einen Winkel von 45 ° bilden und auf diese Weise ohne Zweifel ihre Bedeutung verloren haben, d. h. dass die betreffenden Spaltöffnungen functionslos geworden sind.

Ich werde nun beginnen mit der Aufzählung der Lagerungsverhältnisse der Spaltöffnungen, mich anschließend an die von Tschirch (l. c. pag. 223 ff.) gegebene Gruppierung:

1. Pflanzen, deren Atemhöhlen Schutzeinrichtungen besitzen:

Hierher gehört der größte Teil sämtlicher *Restiaceae*, nämlich die Gattungen: *Restio* L. part., *Dovea* Kth., *Elegia* L., *Lamprocaulos* Mast., *Calopsis* Kth., *Thamnochortus* Berg., *Staberoha* Kth., *Anthochortus* Nees, *Hypolaena* R. Br. part., *Hypodiscus* Nees, *Leucoploeus* Nees, *Lepidanthus* Nees, *Cannamois* Beauv., *Willdenowia* Thbg., *Nematanthus* Nees, *Ceratocaryum* Nees.

2. Pflanzen mit trichterförmig vertieften Spaltöffnungen.

Restio concolor Steudel.

3. Pflanzen mit doppelttrichterförmig vertieften Spaltöffnungen.

Anarthria polyphylla Nees.

4. Pflanzen mit krugförmig vertieften Spaltöffnungen.

Restio fastigiatus Nees, *Lamprocaulos grandis* Mast., *L. Neesii* Mast. etc.

5. Pflanzen mit krugförmiger Vertiefung der Spaltöffnungen, über deren Krüge eine Cellulosehaut (Außenschicht) gebreitet.

(Wie wir gesehen haben, muss hier für »Außenschicht« »fächerartige Trichome« gesetzt werden.)

Leptocarpus R. Br.

6. Pflanzen, deren Spaltöffnungsvorhof vertieft ist.

Thamnochortus elongatus Mast.

7. Pflanzen mit doppeltcylindrisch vertieften Spaltöffnungen.

Anarthria gracilis R. Br.

8. Pflanzen mit schalig-cylindrisch vertieften Spaltöffnungen.

Dovea macrocarpa Kth.

9. Pflanzen mit cylindrisch vertieften Spaltöffnungen.

Restio dimorphus R. Br. etc.

10. Pflanzen mit schalenförmig vertieften Spaltöffnungen.

Hypolaena fastigiata R. Br., *H. exsulca* R. Br., *Elegia propinqua* Kth.

11. Pflanzen mit schwach eingesenkten Spaltöffnungen.

Lepyrodia glauca F. Müll., *Willdenowia arescens* Kth.

12. Pflanzen mit stark entwickelter und emporgezogener Cuticularleiste.

Calostrophus lateriflorus F. Müll. und *C. elongatus* F. Müll. etc.

13. Pflanzen mit entwickelter Cuticularleiste.

Hierher gehören die meisten *Restiaceae*.

14. Pflanzen mit schwach entwickelter Cuticularleiste.

Lepyrodia scariosa R. Br., *L. macra* Nees und *L. gracilis* R. Br. etc.

15. Pflanzen mit über die Epidermis emporgehobenen Spaltöffnungen.

Thamnochortus argenteus Kth., vielleicht auch *Hypolaena laxiflora* Nees, *H. gracilis* Mast., *H. impolita* Mast. etc.

16. Pflanzen, deren Spaltöffnungen in mit Haaren ausgekleideten Krügen liegen.

Bei den *Restiaceae* nicht vertreten.

17. Pflanzen, deren Spaltöffnungen auf dem Grunde von Längsfurchen in Reihen liegen.

Calorophus elongatus N. a. E. (nach Tschirch [l. c. p. 241], war für mich nicht auffindbar im Berliner botan. Museum), *Restio fasciculatus* R. Br. von Pfitzer beschrieben = *R. festuciformis* Nees, *R. leptocarpoides* Benth.

18. Pflanzen, deren Stomata an cylindrischen Organen an den Böschungen von mit Haaren ausgekleideten Längsrinnen liegen.

Anarthria polyphylla Nees.

Die übrigen drei Typen brauche ich hier nicht anzuführen, da sie auf die *Restiaceae* keinen Bezug haben. Sie enthalten nämlich einrollbare Blätter, von denen ja bei den *Restiaceae* kaum die Rede sein kann.

2. Blatt.

Dieser Teil kann mit wenigen Worten besprochen werden. Wie wir oben schon gesehen haben, sind nur in sehr vereinzelten Ausnahmefällen (bei der Gattung *Anarthria* R. Br.) Laubblätter entwickelt. Meist sind nur dünne, trockenhäutige Schüppchen oder Blattscheiden vorhanden, welche den allereinfachsten anatomischen Bau zeigen, nämlich ein chlorophyllführendes Zellgewebe, dessen einzelne Zellen mehr oder weniger palissadenähnlich gestaltet sind, und welches dann durchzogen wird von meist drei Leitbündeln. Diese werden dann wieder jedes einzelne oder aber alle zusammen von einer Parenchymscheide umschlossen. So ist z. B. auch *Restio graminifolius* Kth. gebaut, dessen Blattgebilde ausnahmsweise eine etwas beträchtlichere Größe erreichen. Viel complicierter dagegen sind die Laubblätter der Gattung *Anarthria* R. Br. gebaut. Das in jeder Beziehung hochinteressante, cylindrische Blatt von *Anarthria polyphylla* Nees habe ich schon an den verschiedensten Stellen angeführt (Taf. VII. Fig. 5, 6, 7, 8), weil fast immer die Verhältnisse, welche in den Stengeln in derselben Ausbildung, aber undeutlicher, sich beobachten ließen, an ihm leichter und sicherer zu sehen waren. Das Blatt dieser *Anarthria polyphylla* Nees entspringt dem oberirdischen Stengel, welcher dicht mit solchen nadelförmigen Blättern besetzt ist. Ähnlich verhält sich *Anarthria prolifera* R. Br., während die Blätter der drei übrigen Arten, wie wir oben schon gesehen haben, dem unterirdischen, kriechenden Rhizom entstammen. Diese Verhältnisse sind denn nun auch im anatomischen Bau sehr leicht und scharf zu erkennen. Denn im Blatt von *Anarthria prolifera* R. Br. sind ungemein wenig mechanische Elemente vorhanden, außer vereinzelten sehr schwachen subepidermalen Rippen fast nur die starken Bastsicheln für das Leptom.

Die Blätter von *Anarthria scabra* R. Br., *laevis* R. Br. und *gracilis* R. Br. dagegen sind vollständig so gebaut wie die Blütenstengel, so dass man dem anatomischen Bau nach höchstens das Blattgebilde vom Stengelgebilde dadurch unterscheiden kann, dass in ihm weniger oder weniger

große Leitbündel entwickelt sind. Diese Ähnlichkeit rührt gewiss von der für beide Gebilde gleichartigen Beanspruchung, nämlich auf Biegungsfestigkeit, her, infolge deren die mechanischen Elemente die gleiche, hier alles beherrschende Lagerung erhalten haben. Es ist hier nämlich kein mechanischer Ring zur Ausbildung gelangt, sondern das »System der subepidermalen Rippen« oder aber das der »zusammengesetzten peripherischen Träger« ausgebildet. *Anarthria polyphylla* Nees ist die einzige *Restiacee*, in deren Stengel kein Assimilationsgewebe vertreten ist (Taf. VII. Fig. 9); bei allen übrigen Arten von *Anarthria* R. Br. hat der Stengel fast dasselbe Assimilationsgewebe wie das Blatt, so dass also auch hierdurch die Ähnlichkeit dieser beiden Gebilde noch vergrößert wird. Die Leitbündel liegen den subepidermalen Rippen innen an oder aber sie sind im Grundparenchym des Blattinneren zerstreut. Bei den ersteren haben die Hadromteile keine schützende Bastsicheln, bei den letzteren jedoch sind die ganzen Bündel von meist ganz gewaltigen Bastringen umgeben, welche zur Festigkeit sehr viel beizutragen vermögen.

3. Wurzel.

Wie schon angeführt, war es mir unmöglich, eine größere Anzahl der Wurzeln der *Restiaceae* zu untersuchen, da nur in verhältnismäßig seltenen Fällen von den Sammlern die Exemplare genügend vollständig gesammelt worden sind.

Es ist dies hier gerade sehr zu bedauern, da, wie wir sehen werden, die Wurzeln sowohl wie die Rhizome viel interessantes bieten und in manchen Beziehungen vom gewöhnlichen Bau abweichen. — Eine genauere Untersuchung derselben behalte ich mir für eine spätere Arbeit vor. —

Da alle *Restiaceae* ein oft weithin unter dem Boden hinkriechendes Rhizom besitzen, so sind in den allermeisten Fällen nur kurze, mehr oder weniger dünne, immer gleichartige Wurzeln, Rhizomseitenwurzeln, ausgebildet, an welche große mechanische Anforderungen kaum gestellt werden können. Sehr schön entwickelt finden wir aber an denselben das Absorptionssystem. Fast bei allen den von mir untersuchten Wurzeln sind die oberflächlichen Zellen (Epidermis) zu mehr oder weniger langen, dünnen und zartwandigen Haaren ausgewachsen. Und zwar ließ sich in manchen Fällen, z. B. bei *Hypodiscus aristatus* Nees nachweisen, dass wirklich alle diese Zellen zu Wurzelhaaren ausgebildet sind. Es ist dies auch ein Beweis für die Ansicht von Schwarz[1]), dass bei Pflanzen trockener Standorte, deren Nahrungsaufnahme erschwert ist, durch Oberflächenvergrößerung ihres Absorptionssystems dieser Nachteil ausgeglichen wird.

Gewöhnlich folgen auf die Wurzelhaare auf dem Querschnitt nach innen zu 4—5 Reihen von mehr oder weniger starkwandigen, parenchyma-

1) Die Wurzelhaare der Pflanzen etc. Breslau 1883.

tischen Zellen, welche wieder einen breiten Hohlcylinder von völlig vertrocknetem, geschrumpftem und zerrissenem Gewebe einschließen. Alle die Wurzeln, welche mir zur Verfügung standen, waren schon völlig ausgebildet und hatten gewiss ihr Wachstum — wenigstens für diese Periode — schon beendigt. Diese Ausbildung des Rindengewebes fand ich in den meisten Fällen, z. B. bei *Hypodiscus aristatus* Nees, *Cannamois simplex* Kth. etc. Eine ganz andere Umbildung erfährt dagegen die Rinde bei manchen anderen *Restiaceae*, besonders schön bei *Thamnochortus fruticosus* Berg. Hier ist das Gewebe auch völlig zusammengeschrumpft und hat seinen lebenden Inhalt verloren, dagegen sind nirgends Luftlücken entstanden, die Zellen schließen alle fest zusammen und zeigen eine merkwürdig dunkle, braunschwarze Färbung. Bei Zusatz von concentrierter Schwefelsäure erkennt man nun leicht, dass die Membranen aller dieser Zellen schwach verkorkt sind, dass die im Jugendzustand der Pflanze lebend gewesenen Rindenzellen eine spätere nachträgliche Umbildung erfahren haben, wodurch sie zu einem für die Pflanze hochwichtigen, einem Korkmantel einigermaßen gleichzustellenden, die Transpiration hemmenden Gewebe geworden sind. Haberlandt (l. c. pag. 91) sagt an einer Stelle: »Wie sehr eine vertrocknete Gewebeschicht, mag sie früher dem saftigsten Parenchym angehört haben, die Transpiration herabsetzt, beobachten wir an jedem angeschnittenen Apfel, dessen Transpirationsverluste täglich auffallend abnehmen.« Ich glaube, dass das vertrocknete Rindenparenchym dieser Wurzeln ausschließlich diesen Zwecken dient. — Auf den luftführenden Hohlcylinder oder aber auf dieses verkorkte Rindengewebe folgt nach innen zu immer die Schutzscheide, gleichsam die secundäre Epidermis. Dieselbe kann sehr verschieden ausgebildet sein, wie schon Schwendener[1]) für die *Restiaceae* nachgewiesen hat. Aber nur in den allerseltensten Fällen sind die Scheidenzellen gleichmäßig — o-förmig — verdickt; fast immer zeigt sich die u-förmige, einseitig nach innen zu erfolgende Verdickung und zwar in jeder nur möglichen Stärke der Ausbildung. Sehr selten ist die innenseitige Verdickung nur schwach, z. B. bei *Thamnochortus* Berg., in den allermeisten Fällen dagegen so stark, dass oft nur noch ein winziges, punktförmiges Lumen zu erkennen ist. Die Zellen sind immer mehr oder weniger parenchymatisch und allseitig verkorkt. »Durchlasszellen« konnte ich — wahrscheinlich der schon zu weit vorgeschrittenen Ausbildung der Wurzeln wegen — keine mehr nachweisen. Diese Schutzscheide nun umschließt den axilen, die Mestomstränge enthaltenden Centralcylinder der Wurzeln. Zunächst folgen auf die Schutzscheide 4—7 gleichmäßig, oft sogar ungemein stark verdickte, parenchymatische Zellschichten des Grundgewebes. Eine zartwandige pericambiale Zone war nirgends vorhanden, ja in manchen Fällen — wie z. B. bei

1) »Schutzscheiden und ihre Verstärkungen«. p. 27.

Thamnochortus fruticosus Berg. — ist die Zelllage, welche von innen an die Schutzscheide grenzt, noch stärker verdickt als die darauf folgenden. Auf diese 4—7 Lagen von starkwandigen Zellen folgt ein Ring von Gefäßen; in sehr vielen Fällen haben wir hier einen Ring vor uns, der die einzigen Gefäße der Wurzel enthält. »Gefäßplatten« lassen sich überhaupt in nicht einem einzigen Falle — an dem untersuchten Material — nachweisen. Wenn noch Gefäße sich innerhalb des ersten Gefäßringes finden, was nicht selten vorkommt, so liegen dieselben völlig unregelmäßig im Grundgewebe der Wurzel zerstreut, ohne die geringste bestimmte Anordnung erkennen zu lassen. In keinem einzigen Falle waren auch primäre Ring- oder Spiralgefäße zu finden, obgleich ich sehr viele Quer- und Längsschnitte gerade daraufhin untersuchte. Die Gefäße, welche zuerst von der Schutzscheide nach innen zu auftreten, sind sehr weitlumig, meist treppenförmig verdickt und auch einfach oder behöft getüpfelt. Diese Gefäße zeigen oft die Eigentümlichkeit, dass sie nur sehr unvollkommen resorbierte Querwände aufweisen, infolge dessen immer noch ein mehr oder weniger weit vorspringender Ringwulst bestehen bleibt. Bei *Cannamois simplex* Kth. nun wird hierdurch deutlich, dass das einzelne Gefäß zusammengesetzt ist aus ganz kurzen, höchstens 1,5—2 mal so langen als breiten, parenchymatischen Zellen, von welchen allerdings jede einzelne infolge ihrer Breite ein beträchtliches Lumen besitzt. Wie man sich leicht auf Längs- und Querschnitten überzeugen kann, besitzen die Ringwülste, welche nach der Resorption zurückgeblieben sind, zahlreiche deutlich behöfte Poren. Man wird also hier wohl anzunehmen haben, dass vor Eintritt der Resorption schon vielleicht die ganze Querwand behöfte Poren führte; denn es wird wohl Niemand behaupten wollen, dass in den Ringwülsten noch nachträglich diese Poren entstanden seien. Bei weitaus den meisten Wurzeln der *Restiaceae* besitzt das Leptom die regelmäßige Lagerung, indem es sich in wenigzelligen Gruppen an der äußeren Seite des ersten Gefäßringes findet.[1] Bei manchen Arten jedoch, z. B. *Cannamois simplex* Kth. u. a. m., liegt das Leptom in völlig unregelmäßigen Gruppen um die einzelnen, hier in großer Anzahl auftretenden Gefäße zerstreut, so dass oft einzelne Gefäße auf verschiedenen Seiten von 2—4 Leptomsträngen begleitet werden, ähnlich wie dies Reinhardt[2] für die Wurzeln der *Pandanaceae* oder der *Musaceae* beschreibt. Ob nun nur ein einziger Ring von Gefäßen vorhanden ist oder aber der ganze centrale Cylinder von mehr oder weniger zahlreichen unregelmäßig gelagerten Gefäßen durchzogen wird, immer besteht das die Gefäße umgebende Gewebe aus sehr stark verdicktem Parenchym. Es kommen allerdings alle Übergänge vor zwischen typischem Parenchym und

1) Schwendener, »Die Schutzscheiden und ihre Verstärkungen«, tab. 1, Fig. 2.
2) M. O. Reinhardt, Pringsheim's Jahrbücher XVI. 354 ff.

mehr oder weniger deutlichem Prosenchym, oft erlangen auch die einzelnen Zellen bedeutende Längen und können bis zum Verschwinden des Lumens verdickt sein (z. B. bei *Cannamois simplex* Kth.), aber immer finden wir rundliche, nie linksschiefe Poren. Wir haben also hier einen ungemein starken centralen Strang vor uns, welcher es der Wurzel ermöglicht, großem radialem Druck Widerstand zu leisten. Das durchgehende Fehlen von typischen mechanischen Zellen wird uns hier deshalb nicht befremden, da wohl diese kleinen, einem fest im Boden liegenden Rhizom entspringenden Wurzeln nie auf Zug beansprucht werden, und ein stark verdicktes Parenchym sicher einem ebenso starken radialen Druck zu begegnen im Stande sein wird, wie echte Bastzellen. Schwendener hat sich über diese Verhältnisse bei der Besprechung der »Verdickung der Scheidenzellen und der innenseitig angrenzenden Zellschichten« in folgender Weise geäußert[1]): »Ein seltener Fall, den ich bis dahin nur bei *Restio sulcatus* beobachtet habe. Die primäre Rinde bleibt hier dünnwandig und stirbt frühzeitig ab. die Schutzscheide dagegen erscheint nicht blos selbst durch möglichst weitgehende Verdickung ihrer Innenwände verstärkt, sondern überdies mit einem ca. vierschichtigen inneren Beleg derbwandiger Zellen ausgestattet (Taf. VII, Fig. 2). Innerhalb dieser festen Röhre, deren Widerstandsfähigkeit gegen den Druck von außen durch die radiale Streckung der Belegzellen noch erhöht wird, liegen sodann die zahlreichen Hadrom- und Leptomstränge, welche folglich um die ganze Dicke des Verstärkungsmantels von der Schutzscheide entfernt sind.« — Welche Bedeutung gerade diese Verhältnisse für die *Restiaceae* besitzen, wird weiter unten im Zusammenhang genauer ausgeführt werden. —

4. Rhizom.

Das Rhizom ist in mancher Beziehung wurzelähnlich gebaut. Die Epidermis ist im allgemeinen sehr wenig von dem darunterliegenden Gewebe der Rinde differenziert. Diese wieder besteht meist aus 4—6 Lagen von ziemlich starkwandigen, beinahe lückenlos zusammenschließenden, rundlichen Zellen, auf welche dann nach innen eine breite Zone von völlig vertrocknetem und geschrumpftem, zahlreiche Luftgänge darbietendem Gewebe folgt. Hieran schließt sich dann nach innen zu die mehr oder weniger stark o- oder u-förmig verdickte Schutzscheide. — Wir sehen also, dass wir bisher fast genau dasselbe Bild haben, welches uns vorhin bei der Wurzel begegnete, so dass wir kaum im Stande wären, zu erkennen, dass wir hier ein Stengelgebilde vor uns haben. Es findet hierin der Satz Schwendener's seine vollste Bestätigung[2]): »In dieser Hinsicht (Annäherung des anatomischen Baues des Rhizomes an den der Wurzel) sind namentlich die Halmgewächse (*Gramineae*, *Cyperaceae* und *Juncaceae*) äußerst interessant.

1) Schwendener, »Schutzscheiden und ihre Verstärkungen«, Berlin 1882. S. 34.
2) Schwendener, »Mechanisches Princip«. S. 118.

Während im oberirdischen Stengel die mechanischen Elemente, wie von einer centrifugalen Kraft getrieben, nach der Peripherie streben und häufig sogar der ganze Aufbau einen dünnwandig-röhrenartigen Charakter erhält, kommt im Rhizom der entgegengesetzte Zug nach innen zur Geltung.«

Der centrale Cylinder des häufig mit Stärkekörnern vollgestopften Grundparenchyms wird meist von sehr zahlreichen Leitbündeln durchzogen und es gilt für ihn die Ausführung Schwendener's im vollsten Maaße (l. c. pag. 118): »Ja es giebt sogar Fälle, wo von einem Mark eigentlich nicht mehr die Rede sein kann. Für Höhlungen bleibt unter diesen Verhältnissen im ganzen mittleren Teil nur wenig oder gar kein Raum.« Die Leitbündel besitzen nie Bastbelege, wie überhaupt echte Bastzellen sich im ganzen Rhizom nicht finden lassen, sondern sind einfach im starkwandigen Grundgewebe eingelagert. Sehr interessant ist nun die verschiedenartige Lagerung der Leitbündelelemente. Meist sind die Bündel deutlich perihadromatisch, d. h. die Gruppe der Leptomelemente ist allseitig umgeben von Hadromelementen, Gefäßen und Holzparenchym; so finden sie sich z. B. bei *Willdenowia humilis* Nees u. a. m. fast ausschließlich. Bei anderen dagegen, wie z. B. bei *Hypodiscus aristatus* Nees ist die perihadromatische Ausbildung nicht so typisch, sondern es finden sich neben dieser auch wirklich collaterale Bündel und solche, welche man vielleicht als bicollaterale bezeichnen könnte. Dieser letztere Fall kommt dadurch zu Stande, dass zu beiden Seiten einer mehr oder minder breiten, sich an das Grundgewebe anschließenden Zone von Leptom die Hadromelemente gelagert sind. Für sehr viele dieser auf demselben Querschnitt nachweisbaren Leitbündelformen ist die Bezeichnung »perihadromatisch« sehr passend, da man immer das Bestreben erkennt, die zarten Leptomelemente durch die starkwandigeren Hadromteile zu schützen; kaum jemals aber würde hier einmal der Ausdruck »concentrisch« am Platze sein, da von einer streng centrischen Anordnung der Mestomelemente nirgends die Rede sein kann.

Sehr verbreitet sind in den Rhizomen auch Bündelanastomosen, besonders stellenweise in peripherischen, der Schutzscheide naheliegenden Bündeln. Ob diese Bildung hier auch zur Festigung des centralen Stranges beizutragen hat, wage ich nicht zu entscheiden, doch ist eine solche Annahme vielleicht nicht unwahrscheinlich.

II. Xerophile Eigenschaften der Restiaceae.

Die *Restiaceae* sind verbreitet in den Florengebieten des Kap und Australiens.

In Bezug auf die klimatischen Verhältnisse dieser Gebiete kann ich verweisen — abgesehen von Grisebach [1]: »Vegetation der Erde« — auf die

1) Grisebach, »Vegetation der Erde«, Leipzig 1884. II, Kapflora p. 169 ff. Australien p. 194 ff.

genauen und durchaus sichern Angaben, welche wir bei Pfitzer und bei Tschirch finden. Ich kann mich so auf das allgemeinste beschränken, da diese beiden Autoren alle ihnen zu Gebote stehenden Quellen benutzt haben.

Pfitzer sagt an einer Stelle (l. c. pag. 574): »Im allgemeinen wissen wir vom Klima Neuhollands, dass »Trockenheit und Dunstfreiheit der Atmosphäre für dasselbe charakteristisch« sind, dass während acht Monate eine entsetzliche Dürre herrscht, welche selbst die Flüsse größtenteils zum Versiegen bringt . . . ., dass außerdem in unbestimmten Zeiträumen Perioden besonderen Wassermangels eintreten, und dass ein glühender Landwind noch ein besonderer Feind der Vegetation sei«. Über die Kapflora spricht sich Pfitzer ganz ähnlich aus. Fasst man nun die Angaben der Autoren zusammen, so ergeben sich für die Florengebiete des Kap und Australiens im allgemeinen folgende Hauptmomente: Fast nie lange andauernde feuchte Perioden, meist nur furchtbare Gewitterregen, welche für kurze Zeit nur dem Boden Feuchtigkeit verleihen; ungemein geringer Wassergehalt der Luft bei oft glühender Insolation.

Um die Angaben Pfitzer's über Standort und Blütezeit der *Restiaceae* zu vervollständigen und weil ich in keiner der Floren — weder in der vom Kap noch der von Australien, auch nicht in der Monographie der *Restiaceae* von Masters — genügend bestimmte Daten hierüber finden konnte, so suchte ich im Herbarium des Berliner botanischen Museums nach Aufzeichnungen über dieselben. Nur bei wenigen Arten waren einige genauere Standortsangaben vorhanden. Aber diese stimmten im allgemeinen mit einander überein.

Betreffs des Standortes fand ich im allgemeinen kurze Notizen, wie »in depressis arenosis«, »solo ericarum«, »in arenosis sublimosis«, »in turfosis«; sehr oft jedoch fand ich bei näheren Angaben: »an Standorten, welche während der Regenzeit etwas sumpfig sind«. Doch hat dies für die an solchen Standorten lebenden Pflanzen nicht die Bedeutung, welche man ihr beimessen könnte.

Tschirch sagt hierüber (l. c. pag. 202) (für das australische Gebiet, aber auch fast durchweg für das südafrikanische anwendbar): Wenn schon eine Periode vom Mai bis August als die eigentliche Regenperiode zu bezeichnen ist, so ist dieselbe doch nicht dadurch ausgezeichnet, dass in ihr regelmäßige Niederschläge stattfinden, sondern der Regen stürzt in mächtigen Güssen hernieder, alles vernichtend und überschwemmend. Der ausgedörrte Boden, nicht fähig, so viel Feuchtigkeit alsbald aufzusaugen, lässt das meiste Wasser in den stark angeschwollenen »Creeks« ablaufen, ohne von ihm Nutzen zu ziehen, und verwandelt sich auf kurze Zeit in einen endlosen Sumpf. Auf diese gewaltigen, verheerenden Gewitterschauer folgt dann bald wieder eine Zeit der Dürre, in der die eben noch bis zum Überlaufen vollen Creeks sich in eine Kette von Lachen auflösen und der Boden

der Ebene, der die wenige aufgenommene Feuchtigkeit wieder abgegeben hat, vor Trockenheit berstet. In kurzer Zeit wird oft, was noch eben ein unpassierbarer Sumpf war, »eine vollkommen dürre, für Menschen und Tiere gleich schreckliche Wüste«. Gerade hierauf möchte ich später noch näher zurückkommen.

Betreffs der Blütezeit der *Restiaceae* kann ich die Angaben Pfitzer's völlig bestätigen. Dieser sagt (l. c. pag. 582): ». . . . es ist nicht zu bezweifeln, dass die *Restiaceae* keine eigentliche Ruhezeiten einhalten, sondern dauernd vegetieren.« Ein sehr gutes Beispiel hierfür liefert *Elegia parviflora* Kth., welche im Berliner botanischen Museum in vielen Exemplaren aufliegt und denen auch glücklicherweise die nötigen Anmerkungen beigefügt sind. Diese Pflanze wurde am Kap gesammelt in den Monaten: März, Mai, Juni, October, November, December. Für Australien liefert ein gutes Beispiel die am Schwanfluss gesammelte *Lyginia barbata* R. Br. Preiss fand dieselbe blühend in den Monaten: October, November, Januar und März, also in den heißesten und trockensten Monaten des Jahres. Nur wenige Arten sind so reichlich vertreten und zugleich mit den nötigen Notizen versehen, so dass sie für unsern Zweck in derselben Weise ausreichende Beweise zu liefern im Stande wären. Für die Behauptung Pfitzer's jedoch, dass gerade in der heißesten Periode oft die *Restiaceae* blühen, lassen sich sehr viele Beweise anführen. Doch waren hierfür auch Pfitzer schon Fälle genug bekannt, so dass ich von weiteren Aufzählungen Abstand nehmen kann. Gerade durch diesen letzteren Umstand sind die *Restiaceae* vor fast allen Pflanzen jener Klimate, besonders aber der krautigen Pflanzen, bei welchen die (Grisebach, l. c. pag. 175) »Vegetationsperiode, da sie vom Saftumtrieb abhängig ist, nur von kurzer Dauer ist«, ausgezeichnet. Dieses kann nur möglich gemacht werden, wenn Schutzeinrichtungen vorhanden sind, durch welche die größte Gefahr aller Xerophyten, die des Vertrocknens, abgewendet wird. —

Und in wie reichem Maße finden wir denn nun auch gerade bei den *Restiaceae* alle die vielen Anpassungen vertreten, welche teilweise schon von den verschiedenartigsten Pflanzen beschrieben wurden, teilweise sich nur bei ihnen zeigen! — Betrachten wir den äußeren Habitus, so fällt uns vor allem das Fehlen von Laubblättern auf. Das Assimilationsgewebe muss infolge dessen auf die cylindrischen Stengelorgane beschränkt sein. Wie vorteilhaft eine solche Einrichtung für diese Xerophyten sein muss, liegt auf der Hand. Schon früher hatte man vielfach die Beobachtung gemacht, dass die meisten Pflanzen, welche trockenen Klimaten angepasst sind, nur äußerst selten noch breite Blattflächen zeigen und entweder pfriemliche, schmale, oder mehr oder weniger stielrunde Blätter tragen. Dass diese Bildungen für die Pflanzen auch wirklich von bedeutendem Wert sind, hat Tschirch (l. c. pag. 157) berechnet und er fand den Satz bestätigt: »dass bei sehr breiten und dünnen Organen die Oberfläche im Verhältnis zum Volumen

ungleich größer als bei schmalen und dicken sei«, d. h. dass hierdurch die Verdunstungsgröße für diese Formen, am meisten aber natürlich für cylindrische Organe, ganz bedeutend vermindert werde. Wie vorzüglich aber gerade hier eine Anpassung erreicht ist, wird erst klar, wenn man bedenkt, dass mit dieser Bildung eine andere ebenso nützliche stets Hand in Hand geht, ich meine hiermit die Bildung von weithin unter dem Boden fortkriechenden Rhizomen, von denen die meist dicht gedrängten Blütenschäfte abgehen. Es tritt infolge dessen nur ein Organ mit der atmosphärischen Luft in directe Berührung, welches aber zugleich zwei der wichtigsten Functionen der Pflanze zu verrichten hat, nämlich die Fortpflanzung durch Blüten- und Fruchtbildung und die Ernährung durch Assimilation. —

Aber auch die Rhizome und die Wurzeln zeigen die weitgehendste Anpassung an die Natur ihrer Standorte. Wie wir oben gesehen haben, besteht das ganze Grundgewebe des Rhizoms aus ungemein verdickten Zellen, welche oft vollgestopft mit Stärkekörnern sind. Die Wurzeln sind immer in annähernd gleicher Weise ausgebildet, auch hier beschränkt sich die oft bis zum völligen Verschwinden des Lumens fortschreitende Verdickung des Grundgewebes auf den centralen, von der ebenfalls stark verdickten Scheide eingeschlossenen Cylinder, welcher die Gefäß- und Leptomteile aufweist, während das Rindengewebe frühzeitig schwindet und functionslos wird. Leicht ergiebt sich die weittragende, von Schwendener schon erkannte Bedeutung dieser Gewebeausbildung, wenn man sie mit den Standortsverhältnissen in Beziehung bringt. Grisebach sagt bei der Beschreibung der Kapflora (l. c. pag. 173): »Unter demselben Einfluss (Trockenheit der Atmosphäre) verwandelt sich auch die Erdkrume bei einigem Thongehalt in eine so feste Masse, dass man sie mit der Cohäsion gedörrter Ziegel verglichen hat.« Um dem dadurch erfolgenden gewaltigen radialen Druck erfolgreichen Widerstand bieten zu können, müssen die Wurzeln und Rhizome mechanische Verstärkungen besitzen, wie sie uns gerade hier in so ausgiebigem Maße entgegentreten. Während der feuchten Periode ist das Rindengewebe der Wurzeln normal entwickelt und die Wurzelhaare können regelmäßig functionieren. Da in der trockenen Periode gewiss wenigstens einige Zeit lang die Aufnahme von Nährstoffen ganz unmöglich ist, das Rindengewebe also lebend für die Pflanze nicht von Nutzen sein kann, so vertrocknet dasselbe, bildet hierdurch einen die Transpiration fast völlig hemmenden Mantel, und nur der die zarten Leitbündel bergende centrale Strang wird durch mechanische Verstärkungen vor Zerrungen und Veränderungen der Querschnittsform geschützt. —

Ganz ungemein zahlreich und verschieden sind nun aber die Anpassungserscheinungen, welche wir am Blütenschaft beobachten. Die Aufzählung derselben soll in der gleichen Anordnung erfolgen, wie ich sie bei

der Beschreibung der einzelnen Gewebeelemente innegehalten habe, da man so am besten erkennen kann, wie weit in fast jedem Gewebeteil die Anpassung an heiße und trockene Klimate ihren Ausdruck gefunden hat.

1. Schon im Grundgewebe finden wir solche Anpassungserscheinungen. Sie bestehen darin, dass hier die nach außen zu gelegenen, also an den mechanischen Ring von innen angrenzenden Zellen sich stark verdicken und so einen in manchen Fällen ganz enormen Zuwachs des aus typisch mechanischen Zellen bestehenden Rings bilden. Wie oben schon angeführt, schreibt Tschirch (l. c. pag. 167) diesen Zellen die Bedeutung zu, dass sie, obgleich doch das Mark in erster Linie ernährungsphysiologischen Zwecken dient, auch wesentlich zur Erhaltung der Querschnittsform des Organs beitragen werden. Diese sklerenchymatischen Zellen verhüten vor allem also ein Einknicken des mechanischen Rings, sie bewirken aber auch, dass trotz aller Turgorschwankungen doch eine Verschiebung der Gewebe des Stengels zur Unmöglichkeit wird. Wie außerordentlich manchmal diese parenchymatischen oder prosenchymatischen, aber immer mit rundlichen Poren versehenen Grundparenchymzellen verdickt sind, habe ich oben an seinem Platze schon erwähnt. Ebenso ist es schon mehrfach angeführt worden und wird sofort noch ausführlicher besprochen werden, warum gerade hier bei den *Restiaceae* eine solche mechanische Aussteifung der Gewebe so durchaus nötig ist.

2. Dem soeben Angeführten schließt sich in noch viel weitgehenderer Art an das typische mechanische Gewebe. Eingeschlossen sind bei dieser Betrachtung die einzeln unter der Epidermis verlaufenden Sterëidenstränge der Arten von *Anarthria* R. Br., die subepidermalen Rippen und endlich auch sowohl die longitudinal als die unregelmäßig unter der Epidermis verlaufenden Züge und Reihen von Stützzellen. Die schon vielfach besprochene und streitige Frage, weshalb gerade Wüstenpflanzen oder wenigstens Bewohner heißer und trockener Klimate immer eine so weitgehende Ausbildung ihrer mechanischen Elemente zeigen, ist von Volkens in ganz ausgezeichneter Weise gelöst worden (l. c. p. 79ff). Er wies darauf hin, dass diesen Pflanzen nicht immer die nötige Wassermenge zu Gebote steht, um alle ihre Gewebeelemente straff und turgescent zu erhalten, dass auf diese Weise leicht Spannungen und Zerrungen zu Stande kommen könnten, welche für das Leben der Pflanze nachteilige Folgen hätten, und dass darum »die Pflanzen sich einmal behufs Herstellung ihrer Biegungsfestigkeit von dem Turgorzustande überhaupt unabhängig machen und zweitens darauf bedacht sein müssen, den Gefahren zu begegnen, welche für die einzelnen Gewebe mit jeder Zerrungen veranlassenden Turgorschwankung notwendig verknüpft sind. Beiden Forderungen wird genügt, indem sie ein mechanisches System ausbilden, das in seiner Leistungsfähigkeit vom Wassergehalt nicht wesentlich beeinflusst wird.«

Dass diesem Erfordernis gerade bei den *Restiaceae* in ganz außer-

ordentlicher Weise genügt ist, haben wir schon oft gesehen. Sehr treffend wird es auch durch eine Bemerkung Grisebach's (l. c. p. 181) bewiesen, welcher sagt: »Hier (auf den Karrooflächen) werden die Steppengräser durch *Restiaceae* verdrängt, die wegen der Härte ihres Halms als Futter ohne Wert sind«. Was dieser Ausspruch zu bedeuten hat, ergiebt sich ganz von selbst, wenn man bedenkt, von welcher Härte und Starrheit schon die Steppengräser zu sein pflegen.

3. Dass ich die Parenchymscheide der *Restiaceae* als ein Wassergewebe auffasse, habe ich früher schon genauer ausgeführt. Es erübrigt noch, einige Vergleiche mit ähnlichen Bildungen anderer Pflanzen anzustellen. Volkens (l. c. p. 77) erwähnt solche Bildungen bei seinen Wüstenpflanzen und giebt einige Abbildungen (l. c. tab. XII, Fig. 2 etc.), welche fast völlig mit denen der *Restiaceae* übereinstimmen. Weil jedoch bei der großen Anzahl der von ihm untersuchten Wüstenpflanzen die Verhältnisse oft complicierter wurden und z. B. in der Parenchymscheide schleimerfüllte Zellen zu constatieren waren, so kam Volkens zu dem Resultat (l. c. p. 78), »dass den parenchymatischen Zellenzügen, welche die Bündel innerhalb der Blattspreite begleiten, keine einheitliche Aufgabe zufällt.« Doch setzt er gleich weiter hinzu, »es liegt nahe, sie mit dem Wasserversorgungssystem in Beziehung zu bringen.«

4. Über die mannigfachen im grünen Gewebe auftretenden Schutzvorrichtungen kann ich mich hier deshalb kurz fassen, weil ich schon im beschreibenden Teil näher darauf eingehen musste. Im allgemeinen sind Schutzvorrichtungen im grünen Gewebe im Pflanzenreich viel seltener als bei der Epidermis vertreten, aber bei den *Restiaceae* giebt es verhältnismäßig nur wenig Gattungen, welche nicht auf diese Weise geschützt wären. Welche Bedeutung die longitudinal im Stengel verlaufenden Stränge oder Zellfäden von assimilierenden Zellen bei *Anarthria polyphylla* Nees besitzen (Taf. VII. Fig. 7 u. 8), ist ganz klar, und ich habe es schon kurz angedeutet. Volkens sagt an einer Stelle (l. c. p. 74): »Es zeige sich jetzt das Bestreben, die (Assimilations-)Energie zu steigern. Nach allem, was bisher feststeht, wird es dadurch zum Ausdruck kommen, dass sich neue Wände einschalten, dass sich die Zahl der Palissaden und zugleich damit die Zahl der Chlorophyllkörner vermehrt. Eine Oberflächenvergrößerung im Sinne Haberlandt's wird Platz greifen, freilich aber nur so lange vom gewünschten Erfolge sein, als das Zuströmen von Kohlensäure mit ihrer Verarbeitung gleichen Schritt hält.« Wie sehr diese ganze Auseinandersetzung — abgesehen von der Palissadenbildung — gerade für diesen Fall passend ist, wird man leicht erkennen können, wir haben ja gesehen, dass mit einer ganz gewaltigen Oberflächenvergrößerung reichliche Intercellularenbildung verbunden ist.

Ich habe nun noch einiges gerade über Intercellularen hier zu erläutern. Tschirch sagt an einer Stelle (l. c. p. 153), dass bei den Xerophyten »eine

Einschränkung der großen Intercellularen im Merenchym des Blattes auf kleine Durchlüftungsräume« immer zu bemerken sei. Er führt aus, wie dies eine Verringerung der Verdunstungsoberfläche im Innern des Blattes bedeute. — Wie soll ich nun mit diesen Thatsachen die eigentümliche Erscheinung bei den *Restiaceae* in Einklang bringen, dass hier zwei verschiedene Intercellularsysteme im grünen Gewebe auftreten, die »Längskanäle« und die »Gürtelkanäle« (Taf. VII. Fig. 3), ja dass sich bei der »Plattenbildung« (Taf. VIII. Fig. 5, 6, Taf. IX. Fig. 1, 2, 3) sogar das Assimilationsgewebe als ein sehr lockeres erweist, dass es überall unzählige, große Intercellularräume zeigt, welche nach den Ausführungen Tschirch's zweifelhaft machen, dass wir es hier überhaupt mit xerophilen Pflanzen zu thun haben? — Ich glaube nun, dass wir gerade hier einen ausgezeichneten Beweis für die Unrichtigkeit der Ansicht von Tschirch haben; dagegen finden die Ausführungen von Volkens (l. c. p. 73 ff.) ihre glänzendste Bestätigung. Dieser Autor zeigt, dass wir die Intercellularen des grünen Gewebes nicht als hauptsächlich der Transpiration dienend betrachten dürfen, sondern dass sie vor allem darin ihre Bedeutung haben, »um dem Eindringen von Kohlensäure in das Innere der grünen Zellen eine größere Fläche zu bieten.« »Den Assimilationsprocess wirksamer zu gestalten, das ist ihre Hauptaufgabe.« Und dass gerade hier bei den *Restiaceae* eine ungemein große Assimilationsenergie wird entwickelt werden können, das ergiebt sich schon daraus, dass oft bis zu drei Reihen typischer Palissaden über einander nachgewiesen werden konnten.

Sehr gut kann man ferner an der Hand eines Beispiels, welches Volkens (l. c. p. 48 und 49) bei *Capparis spinosa* L. in der ägyptisch-arabischen Wüste beobachtet hat, sich eine Erklärung bilden für die Thatsache, dass in dieser Familie so ungemein viele Schutzeinrichtungen Anwendung gefunden haben.

Bei *Capparis spinosa* L. wird nämlich bei Eintritt der heißen und regenlosen Periode eine dichte, gleichmäßige, ununterbrochene Decke von Wachs auf den Blättern ausgebildet, »welche ihnen ihren toten, starren Charakter giebt.« Ähnliche Verhältnisse hat Volkens[1]) von anderen Xerophyten geschildert, wo die Blätter mit einem dichten, »lackähnlichen« Überzug versehen sind. Solche Pflanzenteile sind natürlich von keiner Bedeutung mehr für die Assimilation, »nur eines ist gewonnen . . ., die fast vollständige Unterdrückung der stomatären Transpiration.« Von *Capparis spinosa* L. sagt Volkens ferner, dass hier die im Jugendzustand großlumigen Schließzellen der Spaltöffnungen bei Eintritt der heißen Jahreszeit so gewaltig ihre Membranen verdicken, dass ein Öffnen und Schließen derselben

1) Volkens, »Über Pflanzen mit lackierten Blättern«. Ber. d. deutsch. bot. Gesellsch. VIII. p. 120ff.

zur Unmöglichkeit wird. Darauf erfolgt dann noch die Wachsausscheidung, welche die ganze Epidermis überdeckt.

Auch bei den *Restiaceae* kommt ein solches Verdicken der Schließzellmembranen vor, aber meist nur an alten, schon Früchte tragenden Stengeln, wo eine Assimilation nicht mehr unumgänglich nötig ist. Anders ist dies bei solchen Exemplaren, welche noch vor der Blütezeit stehen oder erst zu blühen beginnen; hier ist immer ein mehr oder weniger großes, deutliches, meist auf dem Querschnitt keilförmiges Lumen der Schließzellen zu erkennen. Denn da die *Restiaceae* hinsichtlich ihrer Blütezeit von den meisten Pflanzen ähnlicher Klimate abweichen und da sich bei ihnen immer oder fast immer blühende und folglich der Ernährung bedürftige, assimilierende Stengel finden, so können ähnliche Vorrichtungen, wie sie Volkens beschrieben hat, hier unmöglich zur Geltung gelangen.

Nach den Untersuchungen von Leitgeb[1]) werden diese Spaltöffnungen nur dann geöffnet sein, wenn eine gewisse Feuchtigkeit und damit Turgescenz der Pflanze gegeben ist; geschlossen werden sie dagegen immer sein bei großer Trockenheit der Luft und starker Insolation, um dadurch die Transpirationsgröße zu vermindern »und so die Gefahr eines zu weit gehenden Wasserverlustes abzuschwächen«. Weil aber durch Spaltenschluss doch gewiss nicht ein durchaus sicherer Abschluss der äußeren atmosphärischen Luft von der in den Intercellularen enthaltenen erzielt werden kann, deshalb sind die Schutzeinrichtungen vorhanden, welche, ohne ein solches Eindringen völlig zu verhindern, doch dasselbe bedeutend erschweren, bei geöffneten Spalten dagegen bewirken werden, dass der Zufluss der atmosphärischen Luft ein ganz allmählicher, nie unvermittelt eintretender ist.

Es ist so diesen Pflanzen die Gelegenheit gegeben, aus jedem Gewitterschauer und jedem auch nur kurz andauernden feuchten Winde einen Gewinn zu ziehen, der gerade dann um so größer sein wird, wenn zu dieser Zeit eine möglichst weitgehende Assimilationsenergie entwickelt werden kann. Und dass gerade hierfür bei den *Restiaceae* Sorge getragen ist, haben wir schon gesehen; es ist hier sowohl ein ungemein reiches Assimilationsgewebe als auch der zweite Hauptfactor, eine genügend freie Bahn für Zuleitung von Kohlensäure gegeben.

5. Über die mannigfachen Schutzvorrichtungen, welche die Epidermis zur Ausbildung gebracht hat, will ich hier kurz hinweggehen, da sie ja oben einzeln schon besprochen wurden, und über die Bedeutung dieser Bildungen (Haare, Einsenkung der Spaltöffnungen, Rillen etc.) schon viele genaue Beobachtungen vorliegen. Für die *Restiaceae* ist vor

---

1) Leitgeb, Mitteilungen d. bot. Inst. zu Graz I. p. 125—183.

allen Dingen nicht aus dem Auge zu verlieren, dass die Epidermis nicht nur eine große Bedeutung hat ihrer oft sehr starken Außenwand und der Entwicklung einer die Verdunstung hemmenden Cuticula wegen, sondern ganz besonders, weil sie, wie oben ausgeführt wurde, als ein mechanisches Gewebe functioniert.

III. Versuch einer Verwertung der anatomischen Untersuchungen für die Systematik.

Es fragte sich nun nach Vollendung dieser Untersuchungen, ob die Resultate derselben — wenn auch nur teilweise — in Übereinstimmung ständen mit der morphologisch-systematischen Gruppierung dieser Familie, ob dieselben vielleicht herbeigezogen werden könnten zu einer möglichst natürlichen Einteilung der *Restiaceae*? —

Zu erwarten war dies gewiss an und für sich nicht. Denn es stehen sich, wie zahlreiche Arbeiten der letzten Jahrzehnte gezeigt haben, die Ergebnisse der anatomischen und morphologischen Untersuchung oft sehr schroff und unvereinbar gegenüber, wie dies z. B. Schwendener[1]) für die Einteilung der *Gramineae* nachgewiesen hat. Im Gegensatz hierzu haben Arbeiten von Engler, Radlkofer, Vesque u. a. gezeigt, dass die Gruppierung einer Familie nach anatomischen Principien bis ins kleinste zusammenfallen kann mit der nach systematischen Einteilungsmerkmalen und dass mit Hülfe der Anatomie oft leichter und schärfer zusammengefasst und auseinander gehalten werden kann, als nach den äußerlichen morphologischen Kriterien der älteren Systematik. [Engler: *Araceae*[2]) und *Anacardiaceae*[3]); Vesque: *Capparidaceae*[4])]. Es ist ja auch gewiss sehr berechtigt zu fragen: Sollten nicht Pflanzen, bei denen wir in der Ausbildung der Blüte und Frucht Übereinstimmung finden, einander auch ebenso nahestehen in der Zusammensetzung und Anordnung ihrer Gewebeteile? Aber ebensowenig wie ein Systematiker verlangt, dass bei einer bestimmten Familie ein und dasselbe morphologische Kriterium sich bei allen Arten in gleicher Weise vorfinde, sondern dass hierfür auch ein anderes, durchaus verschiedenes eintreten kann, ebensowenig darf man von den anatomischen Befunden erwarten, dass gerade eine einzige, vielleicht auffallende Gewebeanordnung sich bei einer sonst eng zusammengehörigen Familie werde bei allen Arten resp. Gattungen beobachten lassen. —

Besonders eine schon vielfach behandelte Frage war mir bei dieser Untersuchung sehr interessant. Einen der Hauptstützpunkte für den Ein-

---

1) Schwendener, Die Mestomscheiden der Gramineenblätter. Sitzber. d. Akad. d. Wiss. zu Berlin 1890. XXII.

2) A. Engler, *Araceae*, in de Candolle, Suites au prodromus II. 1878.

3) A. Engler, *Anacardiaceae*, in de Candolle, Suites au prodromus IV. 1883. p. 171.

4) Vesque, Annales des sciences naturelles; serie VI. Bd. XIII. p. 1ff.

wurf, dass die vergleichende Anatomie keine wesentlichen Bausteine für ein wahrhaft natürliches System zu liefern im Stande sei, bildet die allgemein bekannte Thatsache, dass der innere Bau einer Pflanze durch die verschiedensten äußeren Einwirkungen, besonders aber durch Anpassung an Klima und Standort, oft die durchgreifendsten Veränderungen erleidet. Da nun, wie wir gesehen haben, kaum eine Pflanzenfamilie gefunden werden könnte, welche in so reichem Maße ausgestattet ist mit diesen Anpassungserscheinungen, so wird man gerade an ihr am leichtesten studieren können, inwieweit solche äußere Einflüsse im Stande sein werden, eine gleichartige Ausbildung der Gewebe zu beeinträchtigen. Diese Erwartung hat sich denn nun auch vollständig bestätigt. Und noch viel mehr, das Folgende wird zeigen, wie sehr eine anatomische Durcharbeitung dem Monographen einer Familie die Arbeit zu erleichtern vermag, ja dass es in manchen Fällen ganz unmöglich ist, eine durchaus naturgemäße Anordnung des Materials zu schaffen ohne Beihülfe der Anatomie. —

In der Einleitung zu den *Restiaceae* in den »Genera plantarum« von Bentham u. Hooker (l. c. III. p. 1028) wird gesagt: »Generum specierumque definitio accurata et ordinatio opus est difficillimum«. Und dies ist auch in Wirklichkeit der Fall, wenn man nur vom morphologischen Standpunkt diese Familie behandelt; man bedenke nur die Einförmigkeit in Habitus, Blüte und Fruchtbildung, besonders aber die Zweihäusigkeit, welche vor allem das Erkennen der zusammengehörigen Geschlechtspflanzen bedingt und dadurch die Arbeit in ganz enormem Maße erschwert. Nach der anatomischen Methode dagegen ist das Feststellen der einzelnen Gattungen meist ungemein leicht und in sehr vielen Fällen lässt sich die Bestimmung auch bis auf die Art durchführen. Vor allem aber kann die anatomische Untersuchung helfen im Bemessen der Wichtigkeit, welche man einem morphologischen Merkmal beilegen darf, um dadurch Unterfamilien, Gattungen u. s. w. bis zur Art herab abzugrenzen. Wie wichtig gerade dieser Gesichtspunkt ist, wird aus dem folgenden leicht erkannt werden können. —

Zunächst einmal muss festgestellt werden, dass bei den *Restiaceae* im allgemeinen die Anpassungserscheinungen nicht die Übersicht über die Gattungsmerkmale stören, sondern sie im Gegenteil verschärfen. Denn wenn eine Anpassungserscheinung sich bei einer Art bemerkbar macht, so kann man mit großer Sicherheit erwarten, dieselbe Erscheinung bei allen Arten dieser Gattung wiederkehren zu sehen. Ausgenommen hiervon sind allerdings in der Regel die Spaltöffnungen, welche bei derselben Gattung oberflächlich liegen, schwach muldenförmig oder tief eingesenkt sein können. Ein gutes Beispiel für alle diese Verhältnisse liefert die Gattung *Leptocarpus* R. Br. Diese einzige Gattung hat eine viel weitere Verbreitung gefunden als die übrigen *Restiaceae*. Ihre Vertreter finden sich (wenn man die Gattung so

fasst, wie ich dies weiter unten thun werde) in Australien, Neuseeland, Chatham Islands, eine Art in Chile und eine Art in Cochinchina. Als Anpassungserscheinung ist bei ihnen zur Ausbildung gelangt der Mantel aus Fächerhaaren, wie er oben beschrieben wurde. Nur eine Art besitzt diese Anpassungserscheinung nicht, die den einzigen Vertreter dieser Familie in Cochinchina darstellt, einem Lande, das zwar ebenfalls ein tropisches Klima besitzt, aber nicht vergleichbar dem von Australien mit seiner den größten Teil des Jahres hindurch dunstfreien Atmosphäre, sondern in dem fast beständig eine mit Wasserdämpfen gesättigte, feuchttropische Atmosphäre herrscht. Infolge dessen gelangte der schützende Trichommantel nicht zur Ausbildung, oder aber er wurde wieder rückgebildet. Alle übrigen Arten dieser Gattung besitzen die Fächerhaare, manche in sehr dichten Schichtungen, fest zusammengedrängt, manche nur sehr locker, wie z. B. *Leptocarpus coangustatus* Nees nur ganz vereinzelte dünne Trichome aufweist. Trotzdem wir hier gerade eine Ausnahme von der Regel haben, indem also hier eine Art vorliegt, welche von allen übrigen in einem Punkte — einem Anpassungsmerkmal — abweicht, so sind doch alle Arten dieser Gattung ohne jede Ausnahme dem anatomischen Habitus nach so eng verbunden und besitzen einen so charakteristischen Bau, dass ihre Zusammengehörigkeit ohne jede Frage ist. Dagegen ist die Lage der Spaltöffnungen gerade in dieser Gattung so verschieden als nur möglich. Ganz oberflächliche Spaltöffnungen besitzen: *Leptocarpus disjunctus* Mast. aus Cochinchina und *L. chilensis* Gay aus Chile. Nur wenig eingesenkte Spaltöffnungen zeigen *L. aristatus* R. Br., *L. simplex* Ach. Rich. und eine Art von *Leptocarpus*, welche unbestimmt von den Chatham Islands im Berliner botanischen Museum liegt. Tief eingesenkte Spaltöffnungen (cylindrische Vertiefung) besitzt *Leptocarpus Brownii* Hook. f. und endlich sehr tief muldenförmig eingesenkte Spaltöffnungen weisen *L. tenax* R. Br. (und *L. coangustatus* Nees?) auf. — Aber in der ganzen Gattung sind die taxinomischen Charaktere genau dieselben geblieben, obgleich die epharmonischen oft nicht unbedeutenden Einfluss ausgeübt haben. —

Die einzelnen Arten der *Restiaceae* sind fast sämtlich schon unter mehreren Namen beschrieben worden, da die Schwierigkeit ihrer sicheren Bestimmung eine ganz enorme ist. So kam es auch, dass viele Arten schon zu 3—4 Gattungen gestellt wurden, besonders da auch schon viele Autoren ganz speciell sich mit dieser schwierigen Familie beschäftigt haben, so Nees, Kundt, Steudel, Masters etc.

Es wäre für mich eine sehr schwierige Arbeit gewesen, festzustellen, in wieweit die morphologische Gruppierung dieser Familie mit der anatomischen übereinstimmt, wenn nicht diese von verschiedenen Autoren ausgeführten Untersuchungen mir schon zur Hand gewesen wären.

Das Restiaceenmaterial des Berliner botanischen Museums ist geordnet

— so weit dies möglich war — nach der Monographie von Masters. Die Bruchstücke, welche ich zur anatomischen Untersuchung aus diesem Museum erhielt, trugen infolgedessen auch die von Masters festgestellten Namen. Es erregte bald mein Erstaunen, dass öfters die anatomischen Bilder einer der Gattungen sich in mehrere Typen scharf trennen ließen. Als ich darauf hin nun die Monographie von Masters durchsah, fand ich, dass dieser versucht hatte, die von anderen Autoren, besonders Nees und Kunth aufgestellten Gattungen einzuziehen, um sie wieder nach weiteren, umfassenderen Gesichtspunkten zu größeren Gattungen zusammenzustellen. So hatte ich nun in den meisten Fällen einen sehr guten Anhalt gewonnen, um ohne eigene morphologische Untersuchung beurteilen zu können, ob mit der Verschiedenheit des anatomischen Baues, welchen eine Art den übrigen Arten einer Gattung gegenüber aufwies, auch eine morphologische Differenzierung Hand in Hand ginge. Dass dies wirklich der Fall ist und dass bei fast allen Arten durchgreifende Übereinstimmung besteht zwischen äußerem und innerem Bau, das ließ sich auf diese Weise leicht constatieren. Ganz besonders aber verdient hier hervorgehoben zu werden, dass eine Übereinstimmung und Trennung nach Stengelquerschnitten viel schärfer und schneller zu constatieren ist, als infolge einer Unterscheidung der Blüten- oder Fruchtmerkmale, und dass in den allermeisten Fällen schon eine sehr schwache Vergrößerung genügt, um damit sofort die Gattung zu bestimmen, zu welcher die betreffende Art gehört.

Zu wie unglücklichen Resultaten oft Masters gelangt, dadurch, dass er versuchte, vorher aufgestellte Gattungen unter erweiterter Diagnose zu vereinigen, besonders aber, dass er südafrikanische und australische Arten in eine Gattung neben einander stellte, lässt sich an vielen Beispielen scharf nachweisen.

So hat er z. B. zu der von R. Brown aufgestellten australischen Gattung *Leptocarpus* die südafrikanische, von Kunth begrenzte Gattung *Calopsis* gezogen. Dass diese beiden Gattungen in Wirklichkeit scharf von einander getrennt sind, kann man auf jedem Querschnittsbild leicht constatieren. Der Stengelquerschnitt von *Leptocarpus* zeigt kleinlumige, quadratische Epidermiszellen mit unverdickten, gestreckten Radialwänden, schwach verdickter Außenwand und meist einen die Epidermis überdeckenden Mantel von Fächerhaaren. Der mechanische Ring ist von Zeit zu Zeit schwach nach außen gebogen, auf diesen vorgeschobenen Leisten sitzen immer die subepidermalen, longitudinal verlaufenden, das Assimilationsgewebe in Kammern teilenden, starken Stützzellen auf. Das Assimilationsgewebe ist in »Horizontalplatten« angeordnet und hat nie Schutzzellen.

Ganz anders *Calopsis* Kth. Hier ist die Epidermis großzellig, die Außenwand immer stark verdickt, die Radialwände mehr oder weniger stark gewellt und teilweise auch verdickt; nie ist Trichombildung vorhanden. Das Assimilationsgewebe ist nie durch Stützzellen in Kammern ein-

geteilt, es besteht immer aus typischen, mit Längs- und Gürtelkanälen verversehenen Palissaden und ist immer mit den bekannten Schutzzellen ausgerüstet. — Wie man sieht, könnte man kaum zwei verschiedenere Typen finden, als gerade diese, ganz abgesehen davon, dass sie auch durch morphologische Unterschiede, welchen allerdings Masters gerade in diesem Fall zu wenig Wert beigelegt hat, getrennt sind. —

Vom ersten Typus (*Leptocarpus* R. Br.) habe ich untersucht: *L. tenax* R. Br., *L. Brownii* Hook. f., *canus* Nees, *simplex* Ach. Rich., *simplex β. fasciculatus* Mast., *aristatus* R. Br., *chilensis* Gay, *coangustatus* Nees, *disjunctus* Mast.

Vom zweiten Typus (*Calopsis* Kth.) standen mir zu Gebote: *Leptocarpus paniculatus* Mast. (*Calopsis paniculata* Desv.), *L. incurvatus* Mast. (*C. incurvata* Kth.), *L. oxylepis* Mast. (*C. oxylepis* Kth.), *L. peronatus* Mast. (*C. peronata* Kth.), *L. peronatus β. hirtellus* Mast. (*C. hirtella* Kth. — keine Varietät von *L. peronatus* Mast.), *L. neglectus* Mast. (*C. neglecta* Hochst.) und *Leptocarpus Bourchellii* Mast., welcher von Masters erst in seiner Monographie beschrieben wurde. — *L. modestus* Mast. dagegen, welchen Kunth nicht zu *Calopsis*, sondern zu *Thamnochortus* Berg (*Thamn. modestus* Kth.) gestellt hat, zeigt auch den typischen anatomischen Bau von *Thamnochortus* Berg. und wird von Masters meiner Ansicht nach mit Unrecht hierher gestellt. —

Ganz ähnlich verhält es sich mit der Gattung *Hypolaena* R. Br., wo noch mehr streng geschiedene anatomische Typen als bei voriger vereinigt sind. Zuerst einmal ist hiervon die Gattung *Loxocarya* R. Br., in Australien einheimisch, abzutrennen, wie dies schon nach der Master'schen Monographie durch Bentham et Hooker[1] und von Hieronymus[2] gethan wurde. Gerade von dieser Gattung will ich anatomische Charaktere hier nicht anführen, da mein Material in vieler Beziehung mangelhaft war. Doch hoffe ich, dieses Versäumnis in einer späteren Arbeit nachholen zu können.

Hypolaena tenuis Mast. ist nichts anderes, als der — wie wir schon öfters gesehen haben — anatomisch einzig dastehende Vertreter der monotypen Nees'schen Gattung *Anthochortus* (*A. Ecklonii* Nees). Masters führt in seiner Monographie diese Gattung als zweifelhaft auf, weil er das Originalexemplar von Nees nicht gesehen hatte. Da dieses aber im Berliner botanischen Museum liegt, so war es für mich leicht zu constatieren, dass diese beiden aufgestellten Arten identisch sind. *Anthochortus* Nees wäre also nun zu charakterisieren durch großzellige Epidermis, welche nur an den Kanten des vierkantigen Stengels Spaltöffnungen führt. Unter der Epidermis der Flächen des Stengels verlaufen die subepidermalen, plattenförmigen Rippen, welche durch 4 radiale starke Träger mit dem mechanischen Ring verbunden werden. Das Assimilationsgewebe ist infolge dessen auf

1) »Genera plantarum« III. p. 1033.

2) Engler und Prantl, »Die natürlichen Pflanzenfamilien«. Leipzig, II., 4. Abschn., p. 9.

die Kanten beschränkt. Aber auch hier liegt unter der Epidermis eine etwa palissadenartige Schicht von starkwandigen Zellen, welche nur durch ihre Intercellularen (Längskanäle) Luft zu den grünen Zellen zutreten lässt. Das Assimilationsgewebe ist in radial-horizontale Platten angeordnet.

Sehr gut charakterisiert ist ferner die australische Gattung *Calostrophus* F. Müll. (*Calorophus* Labill.). Wir finden hier eine sehr kleinzellige Epidermis mit ungemein stark verdickter Außenwand, unverdickte Radialwände, oberflächlich liegende Spaltöffnungen, deren Schließzellen sehr starke äußere Cuticularleisten besitzen. Assimilationsgewebe einschichtig, aus starken, eng zusammenschließenden, mit Gürtel- und Längskanälen versehenen Palissaden zusammengesetzt. Ohne Schutzzellen. Grundparenchym nirgends vertrocknend, überall von Leitbündeln durchsetzt. — Von den hierher gehörigen Arten konnte ich untersuchen: *Hypolaena lateriflora* Benth. (= *Calostrophus lateriflorus* F. Müll.), *Hypol. lateriflora ß minor* Mast. (= *C. minor* Hook. f.), *H. elongata* Mast. (= *C. elongatus* F. Müll.) Es stand mir also nur eine Art nicht zu Gebote. —

Die nun noch übrigbleibenden Arten dieser von Masters zusammengestellten Gattung lassen sich wieder in drei scharf getrennte Abteilungen bringen. Zuerst scheiden sich wieder die australischen von den afrikanischen Arten ab. Es sind dies die von Bentham[1]) unter »*Euhypolaena*« zusammengestellten und von R. Brown ursprünglich als einzige Vertreter von *Hypolaena* aufgestellten Arten *Hypolaena fastigiata* R. Br. und *H. exsulca* R. Br. Ihrem anatomischen Bau nach gehören diese beiden Arten zu *Leptocarpus* R. Br., so dass ich nicht im Stande wäre, ein unterscheidendes Merkmal anzugeben. Sind diese beiden Formenkreise morphologisch nicht zu vereinigen, woran ich aber zweifle, so wäre das der einzige Fall, dass zwei anatomisch übereinstimmende und von allen übrigen Arten so scharf (Fächerhaare, subepidermale Träger, Plattenbildung des Assimilationsgewebes) getrennte Formenkreise eine verschiedenartige morphologische Ausbildung erfahren haben sollten. —

Die bis jetzt noch nicht besprochenen, ausschließlich afrikanischen Arten von *Hypolaena* sind wieder leicht in zwei Gruppen zu bringen. Das ist gewiss in keiner Weise erstaunlich, da von den 10 hierher gehörigen Formen 5, von Masters selbst aufgestellte, ein Fragezeichen tragen! —

Die erste Gruppe ist ausgezeichnet durch die oben schon erwähnte, eigentümliche »Hügelbildung« der Epidermis, wo immer auf dem höchsten Punkte dieser Ausstülpung der im Ganzen sonst sehr kleinzelligen Epidermis die Spaltöffnung gelegen ist. — Von diesen Arten konnte ich untersuchen: *Hypolaena laxiflora* Nees, *impolita* Mast., *aspera* Mast., *gracilis* Mast. — Hierher rechne ich auch *Restio Loxocarya* Mast. (= *Hypolaena pubescens* Nees), welche sich in jeder Einzelheit an diese Arten anschließt

1) Bentham, »Flora Australiensis« VII. p. 238.

und deren Zusammengehörigkeit mit *Hypolaena* Nees wohl besser erkannt hat als Masters.

Die andere Formenreihe besitzt eine meist ungemein großzellige Epidermis mit starker Außenwand und sehr zarten, ungewellten Radialwänden; von einer »Hügelbildung« ist hier durchaus keine Andeutung zu finden. — Hierher gehören die Arten: *Hypolaena Eckloniana* Mast., *filiformis* Mast., *virgata* Mast.

In der Gattung *Willdenowia* Thbg. treten uns ebenfalls zwei nach anatomischen Typen streng geschiedene Formenkreise entgegen. Die drei Arten *Willdenowia striata* Thbg. (= *Nematanthus Ecklonii* Nees), *W. sulcata* Mast. und *W. cuspidata* Mast. besitzen einen mechanischen Ring, von welchem weit in das dreischichtige Assimilationsgewebe gegen die Epidermis zu vorspringende Rippen ausgehen. Auf diesen Rippen sitzen dann die radial gestreckten, subepidermalen Pfeiler- oder Strebezellen auf, welche das Assimilationsgewebe in viele Kammern teilen. Alle übrigen Formen von *Willdenowia*, von welchen mir *W. teres* Thbg., *Lucaeana* Kth., *arescens* Kth., *fimbriata* Kth., *humilis* Nees (= *brevis* Nees?) zu Gebote standen, besitzen diese subepidermalen Rippen und Träger nicht. Sie haben alle ein den ganzen Raum zwischen Epidermis und Parenchymscheide ausfüllendes, zweischichtiges Assimilationsgewebe. Die Epidermis ist bei diesen Formen mit ungemein verdickten Radialwänden versehen und erreicht eine Höhe bis zu 92 μ. —

Ich glaube ganz bestimmt, dass die drei oben angeführten Formen alle unter *Nematanthus* Nees zusammengefasst werden müssen. Denn wie wir gesehen haben, hat der — wie wir hier überall beurteilen können — sehr scharfsichtige und genaue Forscher Nees die eine Form — *Willdenowia striata* Thbg. — von *Willdenowia* abgetrennt und als alleinigen Vertreter einer monotypen Gattung aufgestellt. Die beiden anderen Arten waren damals aber noch nicht bekannt und wurden erst von Masters bestimmt. Dass dieser übrigens auch ihre Zusammengehörigkeit erkannt hat, ergiebt sich daraus, dass er die 3 Formen unter den 8 Arten von *Willdenowia* dicht neben einander gestellt hat. — Wenn übrigens Masters *Willdenowia brevis* Nees zu *W. teres* Thbg. rechnet, so glaube ich, dass dies ganz richtig ist, denn diese beiden Exemplare stimmen im anatomischen Bau ganz auffallend überein. — Die im Berliner Harbarium unter den Namen: *Willdenowia elongata* Klotzsch, *Elegia elongata* Link und *Elegia devia* Link liegende, von Bergius am Kap gesammelte Art ist nichts anderes als *Lamprocaulos Neesii* Mast., oder eine neue noch nicht beschriebene, dieser ganz nahestehenden Art, wie jeder Querschnitt sofort zeigt. —

In ähnlicher Weise getrennt ist die Gattung *Hypodiscus* Nees in drei, nach anatomischen Charakteren leicht zu unterscheidende Gattungen: *Hypodiscus* Nees, *Leucoploeus* Nees und *Lepidanthus* Nees. Doch werde ich mich hier beschränken, die untersuchten Arten anzuführen, und verweise

auf die weiter unten folgende genaue Einteilungstabelle der *Restiaceae* nach anatomischen Principien. —

Von *Hypodiscus* Nees konnte ich untersuchen: *H. aristatus* Nees, *Oliverianus* Mast., *albo-aristatus* Mast., *nitidus* Nees, *rugosus* Mast., *binatus* Mast.; von *Leucoploeus* Nees: *Hypodiscus argenteus* Mast. (= *Leucopl. argenteus* Nees), *H. Neesii* Mast. (= *L. striatus* Nees), *H. striatus* Mast. (= *Boeckhia striata* Kth., welche ich auch zu *Leucopleus* ziehe, da sich anatomisch durchaus kein Unterschied festellen lässt); zu *Lepidanthus* Nees ist nur eine einzige Art gehörig, *Hypod. Willdenowia* Mast. (= *Lepidanthus Willdenowia* Nees). —

Auch unter der Gattungsdiagnose von *Thamnochortus* Berg. hat Masters zwei Gattungen vereinigt, *Thamnochortus* Berg. und *Staberoha* Kth. Dieselben sind nicht nur anatomisch, sondern auch morphologisch sehr leicht zu trennen, denn Bentham et Hooker (l. c. pag. 1034) und Hieronymus (l. c. pag. 9) haben seit Masters die Gattung *Staberoha* wiederhergestellt. Von dieser Gattung standen mir zu Gebote: *Thamnochortus imbricatus* Mast. (*St. imbricata* Kth.), *Th. umbellatus* Mast. (*St. umbellata* Kth.), *Th. cernuus* Mast. (*St. cernua* Kth.), *Th. distichus* Mast. (*St. disticha* Gilg). Von *Thamnochortus* Berg. untersuchte ich: *Th. spicigerus* R. Br., *giganteus* Kth., *dichotomus* R. Br., *elongatus* Mast., *erectus* Mast., *Bourchellii* Mast., *platypteris* Kth., *floribundus* Kth.; in mancher Beziehung nehmen eine Sonderstellung ein: *Th. fruticosus* Berg. und *Th. argenteus* Kth. —

Sehr interessant ist die nahe Verwandtschaft von *Elegia* L. und *Dovea* Kth. in anatomischer Beziehung. Es sind dies — *Lamprocaulos* eingeschlossen — die einzigen Gattungen, wo bei den *Restiaceae* zweischichtige Epidermis vorkommt. Auch ist charakteristisch für sie, dass das Grundparenchym in der Mitte nicht vertrocknet, sondern bestehen bleibt und überall von Gefäßbündeln durchzogen wird. Nach dem anatomischen Bau sind die Arten dieser beiden Gattungen nicht oder doch nur sehr schwer von einander zu trennen. Es ist dies der einzige Fall — *Leptocarpus* R. Br. und *Hypolaena* R. Br. (vorläufig) ausgenommen —, dass zwei Gattungen dieser Familie nicht durch scharfe anatomische Charaktere von einander geschieden sind. Doch ist dies gerade hier nicht erstaunlich, da *Dovea* und *Elegia* einander habituell ungemein nahe stehen und sie auch nur durch ganz geringe morphologische Unterschiede getrennt sind. Obgleich Masters dies zugiebt und sogar speciell erwähnt, so hat er doch die beiden Gattungen in seiner Anordnung weit von einander getrennt. Viel richtiger ist in dieser Hinsicht die Zusammenstellung der Gattungen bei Bentham et Hooker und Hieronymus, wo dieselben zusammen mit *Askidiosperma* Steud. — welche ich leider nicht untersuchen konnte — dicht neben einander gestellt werden. —

Das größte Interesse aber verdient die Gattung *Anarthria* R. Br. Wie wir schon oft im vergleichend anatomischen Teil gesehen haben, ist diese Gattung in jeder Hinsicht nach anatomischen Principien von allen andern Arten der *Restiaceae* verschieden, und da sie auch in morphologischer Hin-

sicht durch ihre ausgesprochene Laubblattbildung allen übrigen *Restiaceae* gegenübertritt, so ist gewiss die Annahme berechtigt, dass dieselbe vielleicht von dieser Familie überhaupt abzutrennen sei. — Während sich bei sämtlichen übrigen *Restiaceae* trotz ihrer großen Gewebedifferenzierungen doch so viel Gemeinsames nachweisen lässt, dass ihr anatomischer Bau sie ebenso streng zusammenhält, wie er sie von anderen Familien scharf scheidet, so macht hiervon gerade *Anarthria* R. Br. eine solche Ausnahme, dass es mir unmöglich wäre, auch nur einen einzigen Punkt zu nennen, worin sich eine gewisse Übereinstimmung im anatomischen Bau finden ließe. Diese Gattung ist den übrigen *Restiaceae* gegenüber leicht dadurch zu charakterisieren, dass ihnen entweder ein mechanischer Ring völlig fehlt oder aber, wenn ein solcher vorhanden ist, derselbe sehr schwach ausgebildet und entweder durch innerhalb desselben sehr gedrängt liegende Bündel von »Fasertracheiden« oder aber durch vereinzelte subepidermale, sich an den mechanischen Ring nicht anlehnende Stereomstränge verstärkt wird. Worin der Grund hierfür zu suchen ist, haben wir schon gesehen. Es steht eben hiermit im Zusammenhang die gar nicht oder doch nur in unbedeutendem Grade erfolgte Ausbildung von Assimilationsgewebe im Stengel, da ja *Anarthria* R. Br. die einzige Gattung der *Restiaceae* ist, in welcher typische assimilierende Blattorgane entwickelt werden. —

Am interessantesten wäre gewiss in systematischer wie besonders pflanzengeographischer Beziehung die Durchforschung der großen Gattung *Restio* L. gewesen; da mir hierfür aber leider sehr viel Material — z. B. fast alles australische — fehlte, so musste ich jetzt noch darauf verzichten, behalte mir aber diese Gattung für eine spätere ausführliche Untersuchung vor.

Überblick über die anatomischen Charaktere des Stengels der Restiaceengattungen.

Leider muss ich in dieser Tabelle aus oben angegebenen Gründen die Gattungen *Restio* L. und *Loxocarya* Benth. übergehen, da mir wie bei manchen monotypischen Gattungen das nötige australische Material fehlte. Ich werde die Gattungen in derselben Reihenfolge besprechen, wie sie bei Engler-Prantl und Bentham et Hooker auf einander folgen, da mir diese Zusammenstellung viel natürlicher erscheint als die von Masters. Die epharmonischen Charaktere werde ich immer in eckiger Klammer beifügen. —

1. *Lyginia* R. Br. Epidermis stellenweise sehr großzellig, dann regelmäßig durch eine schief inserierte [tief eingesenkte] Spaltöffnung mit einer kleinzelligen Partie der Epidermis verbunden, diese dann wieder stufenweise an Größe zunehmend. Radialwände der Epidermis stark gewellt und sehr stark verdickt. (Assimilationsgewebe unbestimmbar, konnte an dem trockenen Material nicht mehr erkannt werden.) Das ganze Assimilationsgewebe in Kammern geteilt durch unregelmäßig unter der Epidermis verlaufende, starke und breite Strebepfeiler. Parenchymscheide großzellig, große octaëdrische Krystalle führend. Mechanischer Ring schwach. Gefäßbündel durch das ganze

Grundparenchym zerstreut. Gefäße treppenförmig verdickt, mit behöften Tüpfeln, die Höfe sehr breit.

2. *Ecdeiocolea* F. Müll.

3. *Anarthria* R. Br. Epidermis immer kleinzellig, die Zellen ungefähr quadratisch auf dem Querschnitt; immer nur wenig oder gar kein Chlorophyll führendes Gewebe, welches longitudinal oder radial angeordnet sein kann, kein mechanischer Ring oder aber, wenn vorhanden, wenigstens nur ein ganz schwacher, meistens nur Gurtungen von mechanischen Zellen; oft gar keine oder doch wenigstens sehr englumige Gefäße, welche starkwandig und behöftporig sind.

4. *Lepyrodia* R. Br. Epidermis ziemlich kleinzellig, Außenwand nicht oder doch wenigstens kaum verdickt, Radialwände sehr stark gewellt, unverdickt. Assimilationsgewebe in zwei Lagen, die äußere aus gerade gestreckten Palissaden, die innere aus Schwammparenchym bestehend. Parenchymscheide 1—2 Lagen stark. Mechanischer Ring ziemlich schwach, die Gefäßbündel sich sämtlich von innen an denselben anlehnend. Grundparenchym in der Mitte vertrocknet und zerrissen.

5. *Restio* L.

6. *Dovea* Kth. Epidermis zweischichtig, die innere Schicht viel höher als die äußere, Außenwand ziemlich verdickt. Radialwände zart, ungewellt, Spaltöffnungen nicht oder nur wenig eingesenkt. Assimilationsgewebe zweischichtig, beide Schichten gleichartig. [Mit typischen Schutzzellen.] Parenchymscheide 2—3schichtig. Mechanischer Ring stark. Grundparenchym in der Mitte nicht oder doch nur sehr selten vertrocknend, überall von zahlreichen Leitbündeln durchsetzt. Gefäße einfach getüpfelt, zartwandig.

7. *Askidiosperma* Steud.

8. *Elegia* L. Anatomisch nicht von *Dovea* Kth. zu trennen.

(9.) *Lamprocaulos* Mast. Unterscheidet sich von *Dovea* Kth. und *Elegia* L. dadurch, dass die äußere Schicht der Epidermis hornartig ausgezogen ist und dadurch die [Spaltöffnungen scheinbar sehr tief eingesenkt liegen]. Grundparenchym in der Mitte vertrocknet, Gefäßbündel deshalb peripherisch gelagert.

(10.) 9. *Leptocarpus* R. Br. Epidermiszellen im Querschnitt ungefähr quadratisch, Außenwände kaum verdickt, Radialwände zart und ungewellt. [Epidermis (mit einer Ausnahme) von einer dichten Hülle verflochtener Fächerhaare bedeckt]; [Spaltöffnungen meist eingesenkt]. Assimilationsgewebe in Horizontalplatten angeordnet, nie Palissaden mit Gürtelkanälen. Parenchymscheide einschichtig. Mechanischer Ring ziemlich stark, regelmäßig mit Vorsprüngen ins chlorophyllführende Gewebe, auf welchen die reihenförmig (longitudinal) angeordneten Stützzellen aufstehen. Leitbündel immer innen an den mechanischen Ring angelehnt oder wenigstens peripherisch im Grundparenchym eingebettet, welches in der Mitte sehr weithin vertrocknet ist. Gefäße mit einfachen breiten Poren, treppenförmig verdickt.

(11.) 9. *Calopsis* Kth. Epidermis großzellig, Außenwand immer stark verdickt, Radialwände mehr oder weniger stark gewellt und teilweise verdickt. Spaltöffnungen nicht oder nur ganz unbedeutend eingesenkt. Nie Trichombildung. Assimilationsgewebe aus zwei Lagen typischer mit Längs- und Gürtelkanälen versehener Palissaden gebildet, [besitzt immer die typischen Schutzzellen]. Parenchymscheide aus zwei Zelllagen gebildet. Mechanischer Ring mit eingelagerten und angelehnten Gefäßbündeln. Grundparenchym überall von Gefäßbündeln durchzogen, aber nur um die Bündel herum starkwandig bleibend, sonst überall vertrocknend und verschwindend. Die Gefäße können einfach oder behöftporig sein und sind meist treppenförmig verdickt.

(12.) 10. *Loxocarya* R. Br.

(13.) 11. *Lepidobolus* Nees. Epidermis sehr kleinzellig, Außenwand und Radialwände stark verdickt, Spaltöffnungen nicht eingesenkt [die Epidermiszellen um die Spaltöffnungen herum sind nach innen ausgezogen und bilden so eine tiefe, die Atemhöhle

umgebende Röhre]. Assimilationsgewebe aus einer Lage starker, straffer, mit Längs- und Gürtelkanälen versehener Palissaden bestehend. Parenchymscheide aus einer Lage starkwandiger, chlorophyllführender Zellen zusammengesetzt, oft untermischt mit chlorophyllosen Zellen, die U-förmig verdickt sind und wahrscheinlich Schleim enthalten. Mechanischer Ring sehr stark, mit vielen eingelagerten und angelehnten Gefäßbündeln; Grundparenchym in der Mitte zerreißend, Gefäßbündel peripherisch gelagert. Gefäße mit behöften Poren, treppenförmig verdickt.

(14.) 12. *Chaetanthus* R. Br.

(15.) 13. *Onychosepalum* Steud.

(16.) 14. *Thamnochortus* Berg. Epidermis sehr großzellig mit stark verdickter Außenwand und ebenso stark verdickten und gewellten Radialwänden. Spaltöffnungen nicht eingesenkt [mit typischen Schutzzellen im Assimilationsgewebe]. Palissaden mit Längs- und Gürtelkanälen. Parenchymscheide aus 2—3 Zelllagen gebildet. Mechanischer Ring sehr stark, mit vielen Gefäßbündeln. Grundparenchym überall von Bündeln durchsetzt, welche unter einander durch starke Parenchymzellreihen verbunden sind; alles dazwischen gelegene Gewebe vertrocknet und wird durch große Luftgänge ersetzt. Gefäße immer behöftporig und starkwandig.

(17.) 15. *Staberoha* Kth. Epidermis großzellig, Außenwand stark verdickt, Radialwände zart und nicht gewellt. Spaltöffnungen nicht eingesenkt [mit typischen Schutzzellen]. Assimilationsgewebe aus zwei Lagen typischer, mit Längs- und Gürtelkanälen versehener Palissaden gebildet. Parenchymscheide 1—2schichtig. Mechanischer Ring mäßig stark mit nur wenig angelehnten Gefäßbündeln. Grundparenchym in der Mitte zerreißend, deshalb nur im peripherischen Teil von Leitbündeln durchzogen. Gefäße treppenförmig verdickt, mit einfachen Poren.

(18.) 16. *Hypolaena* R. Br. (= *Euhypolaena* Benth.). Anatomisch nicht von *Leptocarpus* R. Br. zu unterscheiden.

(19.) 16. *Calorophus* Labill. (= *Calostrophus* F. Müll.). Sehr kleinzellige Epidermis, mit ungemein stark verdickter Außenwand, unverdickten, gestreckten Radialwänden. Spaltöffnungen nicht eingesenkt. Assimilationsgewebe einschichtig, aus starken, gestreckten, mit Längs- und Gürtelkanälen versehenen Palissaden zusammengesetzt. Ohne Schutzzellen. Grundparenchym nirgends vertrocknend, überall von Gefäßbündeln durchsetzt. Gefäße treppenförmig verdickt, mit einfachen Poren.

(20.) 16. *Anthochortus* Nees. Großzellige Epidermis, welche nur an den Kanten des vierkantigen Stengels Spaltöffnungen trägt. Unter der Epidermis der Flächen des Stengels verlaufen die subepidermalen, plattenförmigen Rippen, welche durch vier starke radiale Träger sich an den mechanischen Ring anlehnen. Das Assimilationsgewebe ist infolge dessen auf die Kanten beschränkt. [Aber auch hier liegt unter der Epidermis eine fest zusammenschließende Schicht von starkwandigen, chlorophyllosen Zellen, welche nur durch ihre Intercellularen (Längskanäle) Luft zu den grünen Zellen zutreten lassen.] Assimilationsgewebe in radiale Platten angeordnet. Parenchymscheide einschichtig. Mechanischer Ring sehr schwach, durch sehr starkwandiges Grundparenchym verstärkt, in ihm eingebettet oder von innen angelehnt die Leitbündel. Grundparenchym in der Mitte zerrissen, Gefäßbündel deshalb nur im peripherischen Teil; Gefäße treppenförmig verdickt, mit einfachen Poren.

(21.) 16. Rest aller Arten, welche Masters zu *Hypolaena* R. Br. stellt (»*Africanae*« Benth. et Hook.).

1. Epidermis sehr großzellig mit starker Außenwand und sehr zarten, ungewellten Radialwänden, Spaltöffnungen nicht eingesenkt [mit typischen Schutzzellen]. Assimilationsgewebe aus 2 Schichten von Palissaden bestehend, welche Längs- und Gürtelkanäle besitzen; Parenchymscheide einschichtig. Mechanischer Ring mäßig stark, an ihn angelehnt sehr wenig Gefäßbündel, diese meist in dem in der Mitte vertrocknenden Grundparenchym peripherisch eingelagert.

2. Unterscheidet sich von den vorhergehenden Formen dadurch, dass im Allgemeinen die Epidermis sehr kleinzellig ist und nur an den Stellen sehr großzellig wird, wo eine Spaltöffnung liegt, sodass hierdurch »Hügelbildung« bewirkt wird. Die Außenwand ist hier immer ungemein stark verdickt. Im Übrigen den vorhergehenden Arten fast völlig gleich.

(22.) 17. *Hypodiscus* Nees. Epidermis meist sehr großzellig, Außenwand sehr stark verdickt, Radialwände mehr oder weniger stark verdickt und gewellt. Spaltöffnungen nicht eingesenkt [mit typischen Schutzzellen]. Assimilationsgewebe aus zwei Lagen meist sehr locker stehender und nur weite Längskanäle führender Palissaden gebildet. Parenchymscheide einschichtig. Mechanischer Ring mäßig stark mit vielen eingelagerten und von innen anliegenden Gefäßbündeln. Grundparenchym in der Mitte weithin vertrocknet, die Gefäßbündel peripherisch gelagert. Gefäße leiterförmig verdickt, mit einfachen Poren.

(23.) 17. *Leucoploeus* Nees. Epidermis ziemlich großzellig mit stark verdickter Außenwand und nur wenig verdickten Radialwänden. Spaltöffnungen oberflächlich [Schutzzellen palissadenartig dicht zusammenstehend, nur durch ihre Längskanäle die Luft zum grünen Gewebe zutreten lassend]. Assimilationsgewebe aus locker stehenden Palissaden gebildet, welche nur Längskanäle, aber keine Gürtelkanäle aufweisen. Parenchymscheide 1—2schichtig. Mechanischer Ring mäßig stark, mit sehr vielen (bis zu 20), bis in die Mitte des chlorophyllführenden Gewebes vorspringenden Rippen von mechanischen Zellen. Von dort bis zur Epidermis reichen dann starke Stützzellen. Im mechanischen Ring liegen nur kleine Gefäßbündel. Die großen Bündel liegen sämtlich in den peripherischen Teilen des Grundparenchyms, welches in der Mitte völlig vertrocknet und verschwunden ist. Gefäße leiterförmig verdickt, mit einfachen Poren.

(24.) 17. *Lepidanthus* Nees. Epidermis ziemlich kleinzellig mit stark verdickter Außenwand und zarten Radialwänden. Spaltöffnungen nicht eingesenkt. [Mit dicht zusammenstehenden, palissadenartigen Schutzzellen, durch deren längsverlaufende Intercellularen die atmosphärische Luft hindurchströmen muss, um zum grünen Gewebe zu gelangen.] Assimilationsgewebe zweischichtig, aber die äußere Lage enthält fast keine grünen Zellen, da sie fast nur von Schutzzellen ausgefüllt ist. Deshalb ist hier die innere Lage zusammengesetzt aus straffen, mit Längs- und Gürtelkanälen versehenen Palissaden. Parenchymscheide einschichtig. Mechanischer Ring sehr schwach, aber durch mehrere starke, subepidermale Rippen (bis zu 8) verstärkt. Dieselben sind aber ganz ungleich. Denn 2 derselben, welche einander gerade entgegengesetzt sind, sind ungemein breit und stark entwickelt und bedingen auch den elliptischen Querschnitt des Stengels. Die übrigen Rippen sind alle viel schwächer, reichen aber fast sämtlich bis zur Epidermis. Im mechanischen Ring liegen nur sehr wenige Bündel. Die meisten sind eingebettet in dem peripherischen Teil des Grundparenchyms, dessen Mitte völlig vertrocknet ist. Die Gefäße sind leiterförmig verdickt und besitzen einfache Poren.

(25.) 18. *Cannamois* Beauv. Epidermiszellen ziemlich groß, mit starker Außenwand und zarten ungewellten Radialwänden. Spaltöffnungen nicht eingesenkt [mit typischen Schutzzellen]. Assimilationsgewebe aus zwei Schichten gebildet. Diese bestehen aus sehr zartwandigen, mit Längs- und Gürtelkanälen versehenen Palissaden. Parenchymscheide einschichtig. Mechanischer Ring schwach, in ihm kleine und große Mestombündel. Grundparenchym in der Mitte weithin zerrissen. Gefäßbündel peripherisch gelagert. Gefäße sehr schön leiterartig verdickt, mit einfachen Poren.

(26.) 19. *Willdenowia* Thbg. Epidermiszellen ungemein groß, mit sehr stark verdickter Außenwand. Radialwände sehr stark verdickt und gewellt. Spaltöffnungen nicht eingesenkt [mit typischen Schutzzellen]. Assimilationsgewebe zweischichtig, aus ziemlich gestreckten, mit Längs- und Gürtelkanälen versehenen Palissaden bestehend. Parenchymscheide einschichtig. Mechanischer Ring stark, mit eingelagerten kleinen und

großen Gefäßbündeln. Grundparenchym in der Mitte vertrocknet und verschwunden, Gefäßbündel nur die peripherischen Teile desselben durchziehend. Gefäße leiterartig verdickt, mit einfachen Poren.

(27.) 19. *Nematanthus* Nees. Epidermiszellen mäßig groß, mit stark verdickter Außenwand und zarten, fast ungewellten Radialwänden. Spaltöffnungen nicht eingesenkt [mit gedrängt palissadenartig stehenden Schutzzellen, welche nur durch Längskanäle der atmosphärischen Luft zum grünen Gewebe Zutritt lassen]. Assimilationsgewebe aus drei Schichten von palissadenartig gestreckten Zellen gebildet, welche aber keine Gürtelkanäle besitzen und sehr locker neben einander liegen (vielleicht Plattenbildung?). Parenchymscheide einschichtig. Mechanischer Ring schwach, verstärkt durch sehr zahlreiche (bis 30), bis in die Mitte des chlorophyllführenden Gewebes hineinreichende Rippen von mechanischen Zellen, auf deren Enden starke Stützzellen aufsitzen. Diese reichen dann bis zur Epidermis. Im mechanischen Ring liegen nur kleine Gefäßbündel, die großen Bündel liegen in dem peripherischen Teile des Grundparenchyms, dessen Mitte völlig vertrocknet ist. Die Gefäße sind leiterartig verdickt und besitzen einfache Poren.

(28.) 20. *Ceratocaryum* Nees. Epidermis großzellig mit stark verdickter Außenwand und sehr stark verdickten und gewellten Radialwänden. Spaltöffnungen nicht eingesenkt [mit typischen Schutzzellen]. Assimilationsgewebe aus zwei Lagen straff gestreckter, mit Längs- und Gürtelkanälen versehener Palissaden bestehend. Parenchymscheide zweischichtig. Mechanischer Ring stark, mit kleinen Mestombündeln, welche hier gerade sehr schön und deutlich ausgebildet sind. Große Mestombündel im peripherischen Teil des Grundparenchyms liegend, dessen Mitte gewöhnlich aus sehr gelockerten, zartwandigen Zellen besteht. Gefäße leiterartig verdickt mit einfachen Poren.

Die Untersuchungen zu der vorstehenden Arbeit wurden ausgeführt im Königl. botan. Institut der Berliner Universität unter Leitung des Herrn Professor Dr. S. Schwendener. Diesem meinem hochverehrten Lehrer und auch Herrn Privatdocenten Dr. Volkens erlaube ich mir an dieser Stelle meinen ehrerbietigsten Dank für die mir stets in freundlichster Weise erteilten Ratschläge und Anregungen auszusprechen. Auch Herrn Professor Dr. Engler, Director des botan. Museums, bin ich zu tiefstem Dank verpflichtet für Überlassung des wertvollen Materials und die freundliche Unterweisung in anatomisch-systematischer Richtung.

THESEN.

1. Die anatomische Methode ist für die systematische Botanik von größter Bedeutung.
2. Die Leitungsbahnen des Wassers sind nicht die Wandungen, sondern die Lumina der leitenden Elemente.
3. Die Einteilung der pflanzlichen Gewebe nach anatomisch-physiologischen Principien erscheint allein naturgemäß.

VITA.

Natus sum Ernestus Fridericus Gilg die XII. mensis Januarii anni h. s. LXVII in vico Obereggenen Magniducatus Badensis patre Jacobo, pastore, matre Carolina, e gente Hess, quos adhuc perstites esse gaudeo.

Fidei addictus sum evangelicae. Auctumno anni h. s. LXXVI in »Gymnasium Caroliruhensem« receptus sum. Maturitate auctumno anni h. s. LXXXVI assecuta ab eodem tempore usque ad Cal. Oct. anni sequentis officio militari perfunctus sum.

Per duo semestria universitatem litterariam Ruperto-Carolam Heidelbergensem adii. Cuius cum civis philosophorum ordini adscriptus fuissem, ad Fridericae-Guilelmae universitatem Berolini transii, ubi per quinque semestria in rerum naturalium studia incubui.

Praeceptores mihi fuerunt viri praeclarissimi: Ascherson, Askenasy, von Bezold, Blochmann, du Bois-Reymond, von Domaszewski, Engler, Kuno Fischer, Hausrath, Hertwig, Holsten, Magnus, M. Möbius, Pax, Pfitzer, Preyer, Rammelsberg, Schöll, F. E. Schulze, Schwendener, Sell, Volkens.

Quibus omnibus optime de me meritis, imprimis autem viro celeberrimo S. Schwendener, gratias ago quam maximas semperque habebo.

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.